Série A N° 1833
N° d'ordre :
2699

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marc de LARAMBERGUE

ASSISTANT A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

1re THÈSE. — Étude de l'autofécondation chez les Gastéropodes pulmonés. Recherches sur l'aphallie et la fécondation chez *Bulinus* (*Isidora*) *contortus* Michaud.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 24 NOV 1938 *1938 devant la Commission d'examen*

MM. CAULLERY . . . . *Président.*
PÉREZ . . . . . } *Examinateurs.*
F. PICARD. . . . . }

PARIS
Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1938

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41556019_0033

Série A N° 1833
N° d'ordre :
2699

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marc de LARAMBERGUE

ASSISTANT A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

1re **THÈSE.** — Étude de l'autofécondation chez les Gastéropodes pulmonés. Recherches sur l'aphallie et la fécondation chez *Bulinus* (*Isidora*) *contortus* Michaud.

2e **THÈSE.** — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le *1938 devant la Commission d'examen*

MM. CAULLERY . . . . *Président.*
PÉREZ . . . . . } *Examinateurs.*
F. PICARD. . . . . }

PARIS
Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1938

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... ... M. MOLLIARD.
Doyen..... ..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

Professeurs honoraires.

H. LEBESGUE. A. FERNBACH. Émile PICARD. Léon BRILLOUIN. GUILLET. PÉCHARD. FREUNDLER. AUGER.
BLAISE. DANGEARD. LESPIEAU. MARCHIS. VESSIOT. PORTIER. MOLLIARD. LAPICQUE.
G. BERTRAND. ABRAHAM. Ch. FABRY. Léon BERTRAND. WINTREBERT. DUBOSCQ. BOHN.

R.UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

PROFESSEURS

M. CAULLERY..... T Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN..... T Chimie générale.
Émile BOREL..... T Calcul des probabilités et Physique mathématique.
Jean PERRIN..... T Chimie physique.
E. CARTAN..... T Géométrie supérieure.
A. COTTON..... T Recherches physiques.
J. DRACH..... T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
Charles PÉREZ.... T Zoologie.
E. RABAUD..... T Biologie expérimentale.
M. GUICHARD..... Chimie minérale.
Paul MONTEL..... T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.
L. BLARINGHEM .. T Botanique.
G. JULIA..... T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
C. MAUGUIN..... T Minéralogie.
A. MICHEL-LÉVY. T Pétrographie.
H. BÉNARD... ... T Mécanique expérimentale des fluides.
A. DENJOY..... T Application de l'analyse à la Géométrie.
L. LUTAUD..... T Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH.... T Physique.
G. BRUHAT..... T Physique théorique et physique céleste.
E. DARMOIS..... T Enseignement de Physique.
A. DEBIERNE..... T Physique Générale et Radioactivité.
A. DUFOUR..... T Physique. (P. C. B.).
L. DUNOYER..... Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND. T Botanique.
M. JAVILLIER..... Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY.... T Physiologie comparée.
F. PICARD..... Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Henri VILLAT..... T Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB..... T Géologie.
P. PASCAL..... T Chimie minérale.
M. FRÉCHET..... T Calcul différentiel et Calcul intégral.
E. ESCLANGON.... T Astronomie.

Mme RAMART-LUCAS T Chimie organique.
H. BÉGHIN..... T Mécanique physique et expérimentale.
FOCH..... Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER..... Physique (P. C. B.).
De BROGLIE..... T Théories physiques.
CHRÉTIEN..... Optique appliquée.
P. JOB..... Chimie générale.
LABROUSTE..... Physique du Globe.
PRENANT..... T Anatomie et Histologie comparées.
VILLEY..... Mécanique physique et expérimentale.
COMBES..... .. T Physiologie végétale.
GARNIER..... T Mathématiques générales.
PÉRÈS..... Mécan. théor. des fluides.
HACKSPILL..... Chimie (P. C. B.).
LAUGIER..... T Physiologie générale.
TOUSSAINT..... Technique Aéronautique.
M. CURIE..... Physique (P. C. B.).
G. RIBAUD..... T Hautes températures.
CHAZY..... T Mécanique rationnelle.
GAULT..... Chimie (P. C. B.).
CROZE ..... Recherches physiques.
DUPONT..... T Théories chimiques.
LANQUINE..... T Géologie structurale et géologie appliquée.
VALIRON ..... Mathématiques générales.
BARRABÉ..... Géologie structurale et géologie appliquée.
MILLOT..... Biologie animale (P.C.B.).
F. PERRIN..... Théories physiques.
VAVON..... Chimie organique.
G. DARMOIS..... Calcul des Probabilités et Physique-Mathématique
CHATTON..... T Biologie maritime.
AUBEL..... Chimie biologique.
Jacques BOURCART. Géographie physique et géologie dynamique.
Mme JOLIOT-CURIE. Physique générale et Radioactivité.
PLANTEFOL..... Biologie végétale (P.C.B.).
CABANNES..... Enseignement de Physique.
GRASSÉ..... Biologie animale (P. C. B.).
PRÉVOST..... Chimie (P. C. B.).

Secrétaire..... A. PACAUD.
Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.

Marc de LARAMBERGUE
Assistant à la Faculté des Sciences de Paris

ÉTUDE DE L'AUTOFÉCONDATION CHEZ LES GASTÉROPODES PULMONÉS

RECHERCHES SUR L'APHALLIE ET LA FÉCONDATION CHEZ *BULINUS (ISIDORA) CONTORTUS* MICHAUD

(Avec 46 figures, 23 tableaux et les planches III-V).

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION 3

CHAPITRE PREMIER. — L'HERMAPHRODISME ET LES PROBLÈMES DE LA FÉCONDATION CHEZ LES PULMONÉS. 3
I. Historique (p. 3). — II. Plan de recherches (p. 7).

CHAPITRE II. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES 11
I. Espèces étudiées (p. 11). — II. Techniques d'Elevage (p. 11). — III. Technique cytologique (p. 16).

CHAPITRE III. — OBSERVATIONS BIOLOGIQUES 18
I. Maturité génitale (p. 18). — II. Accouplement (p. 19). — III Ponte (p. 20).

PREMIÈRE PARTIE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'AUTOFÉCONDATION CHEZ LES PULMONÉS 23

CHAPITRE PREMIER. — LE PROBLÈME DE L'AUTOFÉCONDATION 23
I. Cas de fécondité observés chez des Pulmonés vierges (p. 23). — II. Autofécondation ou parthénogenèse (p. 26).

CHAPITRE II. — ÉTUDE *IN VIVO* DES ŒUFS PONDUS 30

CHAPITRE III. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DE L'AUTOFÉCONDATION 32
I. Maturation ovulaire et autofécondation chez *Bulinus* (p. 33). — II. Maturation et autofécondation chez *Limnæa*. Comparaison et discussion des résultats relatifs à la cytologie de la fécondation (p. 40). — III. Conclusions : Preuves cytologiques et génétiques de l'autofécondation (p. 50).

Pages

CHAPITRE IV. — AUTOFÉCONDATION ET FÉCONDATION CROISÉE . . . 53

I. Capacité d'autofécondation chez différentes espèces de Pulmonés (p. 53). — II. Le problème de la fécondation croisée (p. 68).

DEUXIÈME PARTIE. — RECHERCHES SUR L'APHALLIE ET LA FÉCONDATION CHEZ *BULINUS CONTORTUS* 70

CHAPITRE PREMIER. — LE DIMORPHISME GÉNITAL DE *BULINUS CONTORTUS* 70

I. Type euphallique A (p. 72). — II. Type aphallique B (p. 88).

CHAPITRE II. — RECHERCHES SUR L'APHALLIE 95

I. Statistique de l'aphallie dans les populations naturelles de Bulins (p. 95). — II. Origine embryologique du dimorphisme génital de *Bulinus contortus* (p. 102). — III. Aphallie chez les Pulmonés (p. 111).

CHAPITRE III. — LE DIMORPHISME PIGMENTAIRE. 118

I. Caractères des adultes (p. 118). — II. Développement de la pigmentation (120). — III. Dimorphisme pigmentaire chez d'autres Pulmonés (p. 121).

CHAPITRE IV. — RECHERCHES SUR LE DÉTERMINISME GÉNOTYPIQUE DU DIMORPHISME GÉNITAL ET PIGMENTAIRE 123

I. Lignées endogames (p. 124). — II. Hybridation (p. 133). — III. Hérédité de la pigmentation (p. 144). — IV. Hérédité de l'aphallie (p. 147).

CHAPITRE V. — LA FÉCONDATION CROISÉE CHEZ *BULINUS CONTORTUS*. 153

I. Expériences de croisements (p. 154). — II. Résultats des expériences (p. 156). — III. Données génétiques relatives à la fécondation chez les Pulmonés (p. 163).

CHAPITRE VI. — CONSERVATION ET MIGRATION DES SPERMATOZOIDES APPORTÉS PAR L'ACCOUPLEMENT 169

I. Etude de la poche copulatrice (p. 170). — II. Altération des spermatozoïdes dans la poche copulatrice des Pulmonés (p. 176). — III Migration des spermatozoïdes étrangers chez *Bulinus contortus* (p. 181). — IV. Rencontre des éléments sexuels chez les Pulmonés (p. 186)

CONCLUSIONS. — RAPPORTS ENTRE LES DEUX MODES DE FÉCONDATION . . . 190

Autostérilité et fécondation sélective 190

RÉSUMÉ 199

BIBLIOGRAPHIE 202

« Il ne manqueroit plus aux Coquil-
« lages, pour réunir toutes les espèces
« d'hermaphrodismes, que de pouvoir
« s'accoupler à eux-mêmes et être en
« même temps le père et la mère du
« même animal. La chose n'est pas
« impossible puisque plusieurs sont
« pourvus des deux organes nécessai-
« res et peut être quelque observateur
« y découvrira-t-il un jour cette sorte
« de génération... »

ADANSON (1757)
(Première description du Bulin,
p. LVII-LVIII).

INTRODUCTION

CHAPITRE PREMIER

L'HERMAPHRODISME ET LES PROBLÈMES DE LA FÉCONDATION CHEZ LES PULMONÉS

I. — Historique.

Le problème de l'autofécondation, posé par ADANSON (1757), intéresse l'ensemble des Gastéropodes Pulmonés à cause de leur hermaphrodisme. On sait en effet que, dans ce groupe, l'appareil génital comprend un organe copulateur, un conduit déférent et un oviducte pourvus de glandes annexes et que ces voies mâle et femelle, plus ou moins individualisées à leur extrémité distale, proviennent d'une glande génitale unique produisant les gamètes des deux sexes. Un hermaphrodisme si complet ne devait pas manquer de surprendre les premiers observateurs qui cherchèrent à expliquer le mélange paradoxal des éléments sexuels opposés, chez des animaux dont l'accouplement est fréquent dans la nature.

Meckel (1844) considérait la glande hermaphrodite comme constituée par un testicule et un ovaire étroitement emboités mais distincts, de sorte que, d'après lui, le mélange du sperme et des œufs provenant d'un même individu ne pouvait se produire.

La véritable structure de la glande hermaphrodite fut décrite chez *Helix* par Gratiolet (1851), qui découvrit l'enveloppe folliculaire des ovocytes, seule barrière assurant une séparation temporaire entre les gamètes. Pour lui, le mélange restait inévitable au moment de la rupture des follicules, libérant les ovocytes dans la cavité unique de la glande, au milieu des spermatozoïdes accumulés. Mais, dans la pensée de l'auteur, ces spermatozoïdes étaient encore inactifs et ne devaient acquérir leur pouvoir fécondant qu'après avoir été transférés par l'accouplement dans la poche copulatrice d'un autre individu et y avoir subi une maturation spéciale (1).

Cette hypothèse physiologique de l'indifférence des gamètes est reproduite dans le beau travail de Moquin-Tandon (1855).

Les problèmes de la « génération des Pulmonés » devaient être repris bientôt par Baudelot (1863). Ses observations morphologiques, portant sur des espèces de Gastropodes hermaphrodites appartenant à plusieurs groupes, le conduisirent aux conclusions suivantes que je résume brièvement, car elles constituent le fondement des recherches et des expériences ultérieures.

Dans la glande hermaphrodite, les ovules entourés d'un follicule et le sperme, d'abord séparés, se trouvent plus tard en contact immédiat et descendent par la même voie. Le sperme pénètre ensuite dans la gouttière mâle ou dans un spermiducte individualisé. La disposition des organes s'oppose à ce que la séparation des éléments reproducteurs puisse être complète : les ovules, baignés par le sperme, doivent nécessairement en entraîner avec eux une certaine quantité dans l'oviducte. Lors de l'accouplement, le sperme éjaculé est déposé dans un réservoir spécial (poche copulatrice) et

(1) Les éléments flagellés mobiles que Gratiolet considérait comme des spermatozoïdes ayant achevé leur maturation dans la poche copulatrice étaient des Protistes parasites, comme Baudelot le reconnut peu après. Il s'agissait sans doute de *Trypanoplasma helicis*, une des formes que l'on rencontre chez divers Hélicidés (Meisenheimer (1907), Pelseneer (1935, p. 288) Perrot (1938, p. 249). L'hypothèse d'une maturation spéciale a été reprise, à propos d'autres espèces, par Künkel (1911, 1916) et par Ikeda (1929, 1937) dans leurs recherches récentes que nous examinerons au chapitre VI, 2e partie.

ne diffère en rien de celui qu'on observe dans le canal hermaphrodite.

Pour cet auteur, le manque d'attraction réciproque des gamètes autochtones s'expliquait par l'état immature des ovules « qui ne représentent encore, au niveau de la glande et du canal hermaphrodite, que le vitellus du futur œuf ». Quant aux spermatozoïdes entraînés dans l'oviducte, ils devaient dégénérer rapidement, avant que les ovocytes ne soient devenus fécondables. Ceux-ci, à maturité, ne pouvaient alors rencontrer dans les voies femelles que les spermatozoïdes étrangers récemment apportés par l'accouplement.

Baudelot échoua dans les tentatives d'hybridation interspécifique grâce auxquelles il comptait apporter la preuve expérimentale de la fécondation croisée et la confirmation de ses vues, purement théoriques, sur l'absence d'autofécondation chez les Pulmonés.

Il dut même convenir, en appendice à son mémoire, qu'il avait obtenu par « parthénogenèse ou par hermaphrodisme suffisant » des œufs féconds pondus par un *Zonites* (*Hyalinia*) *cellarius*, âgé d'un an, séquestré depuis quelques jours après sa naissance et qu'il considérait par conséquent comme absolument vierge.

Depuis cette époque, avec les progrès de la technique histologique et l'orientation des recherches biologiques dans le sens expérimental, les problèmes de l'hermaphrodisme et de la fécondation chez les Pulmonés ont fait l'objet de nombreuses recherches.

L'étude de la genèse des gamètes, a montré que la différenciation des deux lignées de cellules sexuelles est très précoce et remonte souvent à la période embryonnaire. Les gamètes effectuent leur maturation côte à côte dans les mêmes acini glandulaires ; par là, les Pulmonés se rangent bien parmi les représentants les plus parfaitement hermaphrodites de la classe des Mollusques et du Règne Animal.

Chez quelques espèces, on a décrit un cycle protandrique (ou protogynique), qui assure une séparation, au moins temporaire, des gamètes des deux sexes. La spermatogenèse est en général plus rapide que l'ovogenèse et les spermatozoïdes s'accumulent de façon précoce dans le canal hermaphrodite, avant que les ovules ne soient mûrs. Mais, dans la plupart des cas, la spermatogenèse continue encore dans la gonade pendant toute la période d'activité génitale. Dans ces conditions, il faut admettre, soit une indiffé-

rence réciproque des deux catégories de gamètes autochtones, soit un état d'immaturité de l'une d'elles, pour comprendre que la fécondation croisée puisse constituer un processus normal, ou qu'elle ait tout au moins des chances de se produire.

Des expériences d'élevage ont montré que les représentants isolés de plusieurs espèces de Pulmonés, surtout parmi les Basommatophores, qui ont été depuis longtemps observés en aquarium, étaient susceptibles de déposer des œufs viables en l'absence de toute fécondation étrangère. Cette capacité de reproduction, constatée pour la première fois par Oken (1817) chez *Limnæa auricularia*, pouvait être attribuée, comme l'avait déjà indiqué Baudelot à propos de ses Zonites, à une « parthénogenèse » facultative ou bien à un « hermaphrodisme suffisant » rendant l'accouplement inutile pour la propagation de l'espèce.

Jusqu'à une date relativement récente, l'étude cytologique des œufs, provenant de Pulmonés non fécondés, n'avait pas été entreprise et aucun argument décisif n'existait en faveur de l'une ou l'autre hypothèse. Beaucoup d'auteurs avaient adopté la seconde interprétation et envisagé divers processus d'autofécondation pour l'expliquer.

Les recherches de Crabb (1927, 1928) sur des Limnées américaines et mes premières observations sur des espèces indigènes (1929) et sur *Bulinus contortus* (1930) ont montré que les œufs, pondus par des individus vierges, sont régulièrement fécondés par les spermatozoïdes autochtones et qu'il s'agit bien d'une véritable autofécondation. L'insémination des ovocytes aurait lieu, d'après Crabb, dans la glande hermaphrodite elle-même, et de façon si précoce que l'efficacité de l'accouplement croisé chez les Limnées reste pour lui très douteuse. La preuve de cette efficacité devait être apportée, suivant la conception prophétique de Baudelot, par des expériences d'ordre génétique. Celles-ci sont encore peu nombreuses en ce qui concerne les Mollusques (transmission de caractère de pigmentation et d'enroulement de la coquille), mais elles démontrent clairement la possibilité de la fécondation croisée chez quelques espèces remarquables, par ailleurs, pour leur faculté d'autofécondation. Je me suis attaché à l'étude des problèmes posés par l'existence, chez un même individu, de ces deux modes de fécondation.

II. — Plan de recherches.

La première partie du mémoire a trait à l'autofécondation chez les Pulmonés. La deuxième est consacrée à l'étude détaillée de l'aphallie et des processus de fécondation chez *Bulinus contortus*.

J'ai abordé le problème de l'autofécondation par l'étude cytologique des phases initiales du développement des œufs pondus par les sujets vierges appartenant aux espèces suivantes : *Limnæa stagnalis*, *L. palustris*, *L. auricularia*, *Bulinus contortus*. J'ai constaté en outre que, dans des conditions d'isolement strict, *Limnæa peregra*, *Physa acuta*, *Planorbis boissyi*, *Indoplanorbis exustus* et *Pyrgophysa forskali* étaient également susceptibles de se reproduire par autofécondation. Par contre, au cours de mes élevages, je n'ai obtenu que des résultats négatifs ou douteux dans le cas de *Planorbis corneus* et de *P. carinatus*.

D'après mes expériences personnelles et la revue critique des nombreux cas de fécondité signalés chez des Pulmonés vierges, certaines espèces terrestres ou fluviatiles se reproduisent très activement dans les conditions expérimentales d'isolement. On peut donc douter, à juste titre, de l'efficacité de l'accouplement chez ces formes autofécondes, en particulier chez *Bulinus contortus*, dont il existe même, comme je l'ai découvert, des populations uniquement composées d'individus aphalliques, n'ayant plus la possibilité de s'accoupler.

Ces conditions spéciales ont orienté mes recherches vers l'étude de l'aphallie et des processus de fécondation chez *Bulinus contortus* ; j'en expose les résultats dans la deuxième partie de mon travail.

En vue de démontrer la possibilité de la fécondation croisée et de préciser les rapports entre les deux modes de fécondation dont cette espèce est capable, j'ai effectué simultanément ces dernières années :

— Une étude anatomique du dimorphisme génital dont la netteté laissait supposer qu'il s'agissait de caractères raciaux.

— Des recherches statistiques sur la fréquence de l'aphallie dans les populations naturelles, en examinant du matériel récolté dans diverses régions.

— Des recherches embryologiques sur le développement de l'ap-

pareil génital dans les deux types, afin de préciser les différences qui les séparent.

— Des élevages pédigrés qui m'ont permis de sélectionner et de conserver dans une stricte endogamie, à partir des différentes souches reçues vivantes, des races caractérisées par la prédominance constante d'un type ou de l'autre, dans les générations successives d'une même lignée.

— Des croisements entre les représentants de ces diverses lignées, destinés à analyser, d'une part, le déterminisme génétique présumé de cette anomalie, que l'embryologie révélait congénital, et, d'autre part, les modalités de la fécondation croisée d'après la transmission des caractères paternels à la descendance obtenue après accouplement.

Ce double problème s'est avéré singulièrement difficile à résoudre à cause du déterminisme labile des caractères phalliques et de la coexistence des deux modes de fécondation.

Au cours de mes recherches, des envois de Bulins vivants de Dakar (mai 1935) et du Caire (décembre 1935) ont mis entre mes mains un nouveau moyen d'investigation ; ils contenaient des individus appartenant à deux variétés pigmentaires (tachetée, non-tachetée) constituant un couple allélomorphe. J'ai utilisé la mutation tachetée (dominante) pour marquer en quelque sorte, les spermatozoïdes du sujet jouant le rôle de mâle en effectuant des croisements : ♀ non tachetée × ♂ tacheté.

Ceci m'a permis d'avoir une idée exacte des rapports entre la fécondation croisée et l'autofécondation d'après les proportions des jeunes du type paternel (tacheté) et maternel (non tacheté) dans la première génération, et de progresser dans l'étude génétique de l'aphallie, en combinant les caractères pigmentaires et phalliques.

Le présent travail étant consacré aux problèmes de la fécondation, je me limiterai, en ce qui concerne l'hérédité de l'aphallie, à un exposé préliminaire destiné à souligner les différences de comportement génétique entre les deux ordres de caractères : phalliques et pigmentaires. Je réserve pour plus tard une étude détaillée du déterminisme génotypique du dimorphisme génital.

Mes expériences démontrant l'efficacité de la fécondation croisée chez *Bulinus contortus*, j'ai recherché le lieu de conservation des spermatozoïdes étrangers apportés par l'accouplement afin de comprendre la cause de leur intervention durable dans l'insémination

des ovocytes entourés de spermatozoïdes autochtones. Les faits observés donnent à penser que, dans l'alternative de la fécondation par un spermatozoïde autochtone ou étranger, il pourrait intervenir des phénomènes de fécondation sélective ou de parastérilité encore mal connus dans le Règne Animal.

On sait que chez les végétaux monoïques, à côté d'espèces où l'autopollinisation est la règle, il en est d'autres, où, bien que le pollen et les ovules soient parfaitement fertiles, la rencontre des gamètes autochtones, provenant de la même plante ou de la même fleur, est inhibée au profit de la pollinisation croisée. Les recherches concernant ces phénomènes d'inhibition et leur déterminisme génotypique ou physiologique constituent aujourd'hui un important chapitre de la biologie florale, susceptible d'éclairer, peut-être, certains problèmes de la fécondation chez les animaux hermaphrodites.

Qu'il me soit permis, avant d'entrer dans l'exposé des résultats de mes recherches, d'adresser mes remerciements à MM. les Professeurs M. Caullery, Ch. Pérez, F. Picard, qui m'ont aidé de leurs conseils et de leurs critiques bienveillantes et me font l'honneur d'accepter ce mémoire comme thèse de Doctorat. Je remercie également la Direction du *Bulletin Biologique* qui en assure la publication.

Il m'est agréable de rappeler que je dois mon initiation de naturaliste à mes maîtres de la Faculté des Sciences de Toulouse. C'est là que M. le Professeur A. Vandel a orienté mes premières recherches. Je voudrais qu'il vit dans leur aboutissement l'influence féconde de l'enseignement et des conseils qu'il m'a prodigués. Mes recherches se sont poursuivies au Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés où M. le Professeur M. Caullery m'a accordé le privilège d'être nommé assistant en 1931. J'exprime à mon Maître ma reconnaissance pour les possibilités matérielles de travail qu'il m'a ainsi accordées et pour la direction éclairée dont j'ai bénéficié auprès de lui et de ses collaborateurs. J'ai trouvé dans ce laboratoire, en compagnie de mes collègues : Mlle Cousin et MM. Deflandre, Weill, Gallien, Vivien, Lecamp, Codréanu, un milieu scientifique ouvert à toutes les disciplines biologiques.

Je dois à l'amabilité de M. le professeur Brumpt les premiers échantillons de *Bulinus contortus* que j'ai pu étudier et plusieurs

récoltes de cet intéressant matériel ; j'adresse mes remerciements à MM. les docteurs Anderson, Van den Berghe, Brimont, Callot, Charobim, Colas-Belcourt, Desportes, Gobert, Helmy, C. et M. Mathis et à M. le Professeur Seurat, qui ont bien voulu m'envoyer ou m'apporter des lots de Bulins récoltés dans diverses régions.

La persévérance que j'ai déployée dans les vicissitudes de mes recherches tient, pour une large part, à l'appui compréhensif de ma femme ; je lui dois, ainsi qu'à mon frère et à M. F. Campan, en qui j'ai trouvé, depuis le début de nos études communes en Sciences Naturelles, l'ami le plus dévoué, une aide efficace dans la préparation de ce mémoire.

Les photographies sont dûes à l'habileté de M. A. Patéron, chef d'atelier au Laboratoire d'Evolution. Je ne saurais oublier les multiples occasions où M. et Mme Patéron et Mme A. Richard m'ont rendu de précieux services.

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

I. — Espèces étudiées.

Mes recherches personnelles ont porté exclusivement sur des Pulmonés Basommatophores aquatiques.

J'ai obtenu en élevage le développement complet, l'accouplement et la ponte des espèces suivantes :

Limnæa stagnalis L., *L. palustris* Müller, *L. auricularia* L., *L. peregra* Müller et *L. limosa* L. (= *ovata* Drap.).

Physa acuta Draparnaud.

Planorbis corneus L. et *P. carinatus* Müller

communes en France, récoltées aux environs de Toulouse ou de Paris et de quelques formes exotiques que je dois à l'amabilité des diverses personnalités que j'ai déjà mentionnées :

Planorbis boissyi Potiez et Michaud, d'Egypte,

Indoplanorbis exustus Deshayes, de Ceylan,

Pyrgophysa (= *Isidora*) *forskali* Ehrenberg, de Dakar,

Bulinus (= *Isidora*) *contortus* Michaud, de Corse, Marrakech, Dakar et le Caire.

II. — Techniques d'élevage.

A. — *Conditions de milieu.*

Grâce à leur aptitude à vivre dans des milieux très variés, les Pulmonés aquatiques s'élèvent bien en captivité. Ils ont fait l'objet de nombreuses recherches éthologiques.

Semper (1874), Whitefield (1882), de Varigny (1894), Willem (1896), Legendre (1908), Colton (1908), Popovici-Baznosanu (1920, 1929), Crabb (1929), Taki (1929), Sonehara (1934), etc... ont étudié

systématiquement l'influence de différents facteurs (volume d'eau, étendue de la surface libre, aération, température, présence d'excreta, microflore, surpopulation, etc.) sur la croissance et la fécondité des Limnées et des Planorbes et attribué, suivant leurs expériences, un rôle prépondérant à l'un ou à l'autre de ces facteurs.

J'ai choisi *a priori*, dans cet ensemble de données, des conditions optima, que j'ai adaptées aux exigences particulières des expériences à réaliser. Aussi, me limiterai-je, après quelques remarques générales, à énoncer les précautions spéciales que j'ai prises dans les élevages expérimentaux destinés, en premier lieu, à l'étude de l'autofécondation des différentes formes, en second lieu, aux recherches d'ordre génétique (endogamie, croisements) chez *Bulinus contortus*.

Mes élevages ont été effectués dans des seaux en verre ou des cristallisoirs couverts, de diverses capacités pour les souches en vrac. Pour les animaux isolés et l'élevage de leurs pontes, j'ai presque uniquement employé des boîtes cylindriques en verre moulé (fabrication Leune), munies d'un couvercle non ajusté.

J'ai utilisé d'abord l'eau de « Seine » puisée dans les bassins du Laboratoire, décantée et oxygénée au contact de végétaux aquatiques, puis l'eau de « source » des canalisations urbaines, filtrée, suivant les conseils du Professeur R. Lévy, par un procédé qui m'a donné toute satisfaction : l'eau, en réserve dans une bonbonne et en équilibre de température avec la pièce d'élevage, est prélevée au moment de l'utilisation, au moyen d'un siphon sur le parcours duquel est interposée, dans un flacon laveur, une colonne de charbon actif (1) de 20 centimètres de haut.

J'ai rarement employé l'aération artificielle ; l'oxygénation, fournie par les végétaux aquatiques, *Myriophyllum*, *Elodea*, *Fontinalis*, est suffisante pour des élevages conservés dans une pièce claire. On sait d'ailleurs que, si la respiration cutanée joue un rôle important chez les Pulmonés aquatiques, ils puisent aussi l'air en nature, à la surface, même *Bulinus* qui possède un lobe branchial particulièrement développé, sur lequel Pelsenner (1895) a pour la première fois attiré l'attention.

Pour la nourriture, Popovici-Baznosanu (1920, 1929) accorde une importance toute particulière à la présence de « microflore », mais ce facteur est difficilement dosable et directement influencé par d'autres conditions, il est plus commode de nourrir les Pulmonés aquatiques de feuilles de laitue tendres, crues ou bouillies. Il est de toute nécessité, comme l'a reconnu Colton (1908), de laisser quelques sédiments dans les bacs sous forme de vase fine, le gésier musculaire des Pulmonés broyant les ingesta au moyen de fins graviers.

Les élevages d'espèces indigènes ont été entretenus le plus souvent dans une pièce claire, à la température moyenne de 18-20°.

(1) Charbon actif NC.5 de la Société Edouard Urbain, Paris.

Mes élevages de Bulins (1) ont été effectués dans des boîtes en verre cylindriques mesurant 55 millimètres de diamètre et 90 millimètres de hauteur, contenant 100 centimètres cubes d'eau filtrée. Ce volume est suffisant pour assurer le développement complet et la reproduction d'un Bulin jusqu'à la taille de 12 à 13 millimètres de hauteur de coquille qui paraît être un maximum. Les bocaux d'élevage étant placés sur les étagères d'une étuve à gaz type Roux-Schribaux, réglée à 25°, étaient presque privés de lumière et des végétaux ne pouvaient y être maintenus. L'eau était renouvelée deux fois par semaine au moins, en même temps que la ration de laitue cuite.

B. — *Elevages destinés à l'étude de l'autofécondation.*

Les Mollusques, récoltés dans la nature, même en période de repos hivernal, ne peuvent être utilisés en toute sécurité à cause de la conservation possible de sperme, provenant d'accouplements de la saison précédente. Il est indispensable de procéder à l'isolement des sujets, sinon dès leur éclosion, du moins tant qu'ils ont encore une taille très réduite. Cette précaution est inutile lorsqu'il s'agit de Bulins aphalliques. Dans ce cas on peut élever en vrac des stocks de sujets vierges. La récolte des pontes, aux stades favorables pour l'étude de la maturation des ovocytes, demande une surveillance étroite des animaux en expérience. Cette opération est facilitée si l'on prend soin de ne leur donner comme nourriture que de la laitue cuite, car, en l'absence de tout support végétal suffisamment rigide, les pontes sont toujours déposées sur les parois du bocal. Les pontes récentes, plastiques, peuvent être facilement décollées et portées sous le microscope ou dans le fixateur.

C. — *Elevages destinés aux recherches d'ordre génétique chez Bulinus contortus.*

Ces recherches demandent l'élevage d'un grand nombre de jeunes provenant de parents choisis et leur triage avant maturité, pour isoler les sujets destinés à donner la génération suivante par autogamie, ou à servir pour des croisements.

(1) Cette forme paraît avoir été cultivée pour la première fois, en Europe, par Perry (1922) et, à l'Institut Pasteur de Tunis, par Anderson (1923), Brumpt (1928), a démontré la rapidité du développement des individus isolés, dans de bonnes conditions de nourriture et de température, même dans un volume d'eau restreint (tubes Borrel).

1. *Elevage des jeunes.* — Mes boîtes d'élevage dont les dimensions restreintes facilitent la manipulation, étant trop petites pour que les jeunes aient un bon développement en compagnie du parent, j'ai opéré de la façon suivante : Lorsqu'une ou plusieurs pontes, suivant les cas, ont été déposées sur les parois du bocal, le parent est transféré, avant leur éclosion, dans un nouveau récipient. L'ancien bocal est nettoyé et réapprovisionné de sorte que les jeunes trouvent, dès leur sortie, de la vase fine et de la salade à leur disposition. Cette précaution est indispensable pour éviter qu'ils n'émigrent et ne périssent desséchés. Je récolte ainsi des lots successifs de pontes datées, durant un mois ou six semaines. Pendant que les jeunes se développent, le parent, toujours isolé, est mis en « réserve », à la température de 15°. Afin d'établir les statistiques sur un nombre de sujets suffisant, je me suis efforcé, d'obtenir plus de 50 et souvent plus de 100 descendants. Si, par suite d'un accident, la progéniture se trouvait trop peu nombreuse, le parent était remis en élevage à l'étuve, où il ne tardait pas à reprendre son activité. J'ai souvent procédé à des « reprises » de ce genre qui permettent de vérifier la constance de composition de la descendance autogame d'un sujet à diverses périodes de son existence.

En prenant soin de renouveler l'eau et la nourriture dans chaque bocal deux fois par semaine, le développement est assez rapide, même dans cet espace restreint, pour une population de 20 à 30 jeunes. Il va sans dire qu'il est d'autant plus rapide que le nombre des jeunes est moins élevé (1). Dans cette population, les individus les plus grands progressent au détriment des retardataires, qui ne reprennent leur croissance, momentanément ralentie, que lorsque les plus précoces ont été retirés. Une phase d'arrêt analogue a été observée par de Varigny (1895) pour *Limnæa*, dans certaines conditions défectueuses.

2. *Triage des jeunes.* — Lorsque les jeunes ont atteint une taille d'environ 3 millimètres, ce qui demande entre un et trois mois suivant la densité des populations, il est possible de reconnaître, sur le vivant, l'état de développement de l'appareil copulateur. Les jeunes sont examinés un à un sous le binoculaire, dans une cuvette d'eau tiède à 25° ou 30°, sur une plaque chauffante. En maintenant la coquille au moyen de pinces de Racovitza ou de La Brulerie, très souples, le Bulin ne tarde pas à s'étendre par des mouvements de reptation. On aperçoit alors, grâce à la transparence des tissus, en arrière du tentacule gauche, dans la cavité générale, la crosse formée par l'appareil copulateur en voie de développement, s'il s'agit d'un jeune *A*. On ne peut la confondre avec les anses symétriques des glandes salivaires encadrant l'œsophage. J'ai souvent vérifié, après un certain délai, des tris, effectués sur des populations très jeunes, sans jamais trouver de divergence entre les résultats. Les caractères phalliques sont très nettement tranchés dès le début de la croissance. Dans quelques cas douteux, j'ai conservé des sujets à part pour suivre *in vivo* les étapes de leur développement, en particulier, dans les très rares cas d'anomalies intermédiaires que j'ai rencontrés.

La pigmentation caractéristique de la forme tachetée se distingue nettement à travers la coquille transparente et mince des jeunes élevés en étuve. L'accumulation du pigment dans certaines zones épithéliales est déjà reconnaissable une quinzaine de jours après l'éclosion et s'accentue par la suite.

(1) La croissance dans ces populations est naturellement beaucoup plus lente que lorsqu'il s'agit d'un sujet, isolé dès l'éclosion, qui peut atteindre 6 millimètres en un mois.

Les résultats des triages successifs totalisés, donnent la composition statistique de la descendance de chaque parent, j'ai pris l'habitude de l'exprimer en pourcentage de *A*.

Les sujets choisis, d'après leurs caractères phalliques ou pigmentaires, comme reproducteurs pour la génération suivante, ont toujours été isolés avant la maturité, à la taille de 3 millimètres environ, lorsque l'appareil génital est encore loin d'être capable de fonctionner.

3. *Croisements.* — Seuls, les individus euphalliques *A*, son capables de jouer le rôle de mâle, mais les deux types peuvent être fécondés. Pour obtenir les croisements expérimentaux, j'ai réuni par couples, des sujets bien nourris et élevés à 25°, soit en pleine activité génitale, soit au début de cette période. L'un des conjoints était toujours marqué à l'encre de chine sur la coquille. Il est rare que j'ai obtenu l'accouplement entre des Bulins n'ayant pas encore commencé à pondre des œufs autofécondés. Le plus souvent les couples étaient réunis le matin dans un bocal ou dans un tube à essais permettant l'observation au binoculaire, et séparés le soir. Plusieurs fois je les ai surveillés la nuit à intervalles réguliers. Etant donné la durée de l'accouplement, cet acte ne peut passer inaperçu si les observations sont assez rapprochées. J'ai toujours détruit les pontes, d'origine incertaine, déposées dans le récipient commun.

Après accouplement observé, les pontes du parent femelle sont recueillies séparément ou par petits lots, pour pouvoir suivre exactement dans le temps les variations de composition de la descendance. Les pontes, émises avant la fécondation par le parent femelle, donnent une descendance témoin. Les progénitures particulières du mâle et de quelques individus de la même génération que les parents, ont toujours été élevés comme vérification des constantes génétiques des lignées croisées.

L'entretien des élevages nécessités par mes recherches sur *Bulinus contortus* et les autres Basommatophores énumérés a constitué une lourde tâche, en raison du soin qu'il faut apporter dans le renouvellement de l'eau et l'approvisionnement des bocaux contenant les jeunes récemment éclos pour éviter tout transvasement accidentel, surtout si l'on considère que j'ai eu souvent plus de 300 bocaux simultanément en culture et que mes statistiques portent sur plus de 35.000 Bulins élevés et recensés. Je me suis acquitté seul pendant plusieurs années de la surveillance et de l'entretien de ces élevages (1).

(1) Je dois cependant remercier Mme Richard à qui j'ai confié pendant le premier semestre 1937 l'entretien des lignées autogames, réservant mon activité aux croisements. M. et Mme Patéron et Mme Richard ont contribué à la garde des sujets isolés, conservés comme souche pendant l'été, me rendant ainsi un précieux service.

III. — Technique cytologique.

Les techniques de fixation et de coloration courantes donnent de bons résultats pour la préparation du matériel destiné aux recherches morphologiques. La glande de l'albumine en activité, difficile à inclure, et la présence de graviers non calcaires dans le gésier sont les seuls obstacles gênants. Pour les individus récemment éclos ou de petite taille, je me suis bien trouvé d'une fixation de l'animal entier, après narcose au chlorétone, dans un liquide dépourvu d'acide fort, comme le sublimé alcoolique de Schaudinn, suivie d'une décalcification lente par le liquide d'Angel (1903) (acide azotique, phloroglucine), ou l'acide trichloracétique à 2 o/o.

Les embryologistes de la fin du siècle dernier, s'étaient déjà heurtés à la difficulté d'obtenir des coupes sériées d'œufs entiers, à cause du durcissement de l'albumine, dans laquelle flotte le vitellus à l'intérieur de la coque, pendant la déshydratation et l'inclusion. Les œufs de Limnée peuvent être extraits facilement de la gangue qui les agglomère ; ceux de *Bulinus*, comprimés dans une masse coriace, éclatent si l'on cherche à les isoler, mais les fixateurs pénètrent bien ces pontes peu volumineuses. Après fixation, il est nécessaire de débarrasser l'ovocyte ou l'embryon de l'albumine coagulée qui l'entoure. Pour la manipulation d'objets si petits, de l'ordre de 0,1 mm., j'ai employé la méthode de Chatton (1927), ou, le plus souvent, un procédé inspiré de la technique d'inclusion préliminaire dans une goutte de blanc d'œuf coagulé, employée par Belar (1924) pour les œufs de Nématodes. J'ai utilisé à la place de blanc d'œuf, de l'albumine de Mayer destinée au collage des coupes. Ce procédé a ensuite été décrit par Perrot (1934).

Les liquides alcooliques sont à éviter pour la fixation des œufs. La formule indiquée par Kostanecki et Wierzejski (1896) (solution aqueuse saturée de sublimé : 2 — acide azotique à 3 o/o : 1) et le sublimé acétique assurent une fixation rapide. J'ai employé le plus souvent les liquides de Bouin et de Bouin-Hollande. Après lavage à l'eau courante dans un tube de Caullery et Chappelier les œufs sont dilacérés un à un et les ovocytes extraits, sont réunis dans une goutte d'albumine de Mayer épaisse, sur une lame creuse. La lame est ensuite portée à l'étuve à 60°, où la goutte d'albumine se coagule en quelques minutes, puis dans la série des alcools. On peut

alors découper, au moyen d'une aiguille lancéolée, un petit bloc parallélipipédique contenant les ovocytes, facile à manipuler et à orienter. L'albumine coagulée s'imprègne parfaitement et rapidement dans la paraffine et se coupe sans difficulté, permettant d'obtenir des séries de coupes complètes indispensables pour l'étude des phénomènes de maturation et pour la recherche du spermatozoïde fécondant dans les œufs récemment pondus.

Les coupes, épaisses de 5 ou 7 μ, ont été colorées à l'hématoxyline de Heidenhain et différenciées à l'alun de fer ou à l'alcool picriqué. Les figures de maturation de grande dimension sont intéressées par plusieurs coupes successives. Pour rencontrer des plaques équatoriales de la première cinèse de maturation sur une seule coupe et effectuer des numérations précises, Perrot (1934) a dû porter leur épaisseur à 15 μ. Il a même recouru dans ce but à une technique fort élégante de coloration *in toto* à l'hémalun acide (après hydrolyse à l'acide chlorhydrique normal), ou au carmin (Perrot, 1937).

La nécessité de séparer l'ovocyte de l'albumine qui l'entoure provoque quelquefois la perte des globules polaires ; le plus souvent ils se dégagent et suivent le vitellus. Dans quelques cas des fragments d'albumine restent aussi adhérents mais si leur taille est assez réduite ils ne constituent pas un obstacle pour l'inclusion.

Les figures qui accompagnent les descriptions du texte ont été dessinées à la chambre claire ou à l'aide de l'appareil à projection « Promar » de Seibert. La plupart de celles qui sont relatives à la maturation ovulaire ou à l'évolution du pronucléus mâle sont obtenues par reconstitution. Il est en effet exceptionnel de trouver réunis dans une seule coupe les éléments nucléaires et achromatiques des deux sexes. J'ai fidèlement exécuté ces reconstitutions en projetant dans les mêmes conditions les coupes soigneusement repérées, dont l'ordre de succession est indiqué dans la légende correspondant à chaque figure. Dans les coupes orientées parallèlement à l'axe du fuseau, seuls les chromosomes contenus dans une des coupes, ont été représentés afin de ne pas obscurcir le dessin.

CHAPITRE III

OBSERVATIONS BIOLOGIQUES

I. — Maturité génitale.

Le développement de l'appareil génital est progressif chez les Basommatophores ; l'entrée en activité de la gonade et des glandes annexes ne détermine pas une métamorphose de l'anatomie interne aussi nette que celle que présentent certains Stylommatophores à l'approche de la maturité génitale. Celle-ci n'est pas signalée par l'apparition de caractères de puberté, conchyliologiques ou anatomiques, comparables à l'épaississement du péristome des *Cepæa* (Lang 1904) ou à la formation de la saillie érectile « warty growth » que Taki (1935) a décrite chez les *Pleurodontidæ* et les *Cepolidæ*. La ponte commence le plus souvent avant que l'animal ait atteint la moitié de la taille adulte moyenne de l'espèce et la croissance continue ensuite. Dans les conditions naturelles, la maturité est acquise en général en moins d'un an.

Dans les élevages, la précocité et la fécondité des sujets en expérience varient énormément pour une même espèce suivant les conditions. Ainsi, dans le cas de *Limnæa stagnalis* par exemple, Schoddyn (1925) n'obtint qu'au bout de deux ans la ponte d'individus cultivés depuis leur naissance dans un grand aquarium, tandis que Künkel (1908) observa la maturité en un an, Nourry (1898) et Holzfüss (1914) en trois mois et Popovici Baznosanu (1929) en 37 jours dans quelques cas. Au cours de mes élevages j'ai observé que les Limnées commençaient à pondre environ un an après l'éclosion, lorsqu'elles étaient cultivées pendant l'hiver à une température variant entre 8 et 15°, ou à l'âge de cinq ou six mois si les bacs étaient maintenus à 20°. Les formes exotiques, que j'ai élevées à 25°, se reproduisent de façon plus précoce ; à trois ou quatre mois (*Indoplanorbis exustus*) et même à moins d'un mois (*Bulinus contortus*).

II. — Accouplement.

Pendant la période d'activité génitale, l'accouplement peut être observé dans les cultures en vrac comme dans la nature et se produit souvent dès que l'on réunit deux individus jusque-là tenus isolés.

Chez les Basommatophores, dont les orifices génitaux sont séparés, l'accouplement est en général unilatéral. Il n'est pas rare de rencontrer dans la nature des Limnées groupées en chaînes, dont le premier individu fonctionne uniquement comme femelle et le dernier comme mâle, tandis que chaque intermédiaire joue le rôle de mâle pour celui qui le précède et le rôle de femelle pour celui qui le supporte. Cependant l'accouplement réciproque a été observé dans quelques cas exceptionnels : pour *Limnæa stagnalis*, à trois reprises par Klotz (1889), pour *L. palustris*, par Karsch et par Pelseneer (1920). Les animaux étaient placés dans une position inversée, de telle façon que leurs côtés droits étaient en contact.

Certaines espèces de Planorbes présentent régulièrement ou fréquemment (Krull 1931, Precht 1936) la copulation réciproque, comme j'ai pu le constater pour *Planorbis corneus*, *carinatus* et *boissyi*. Par contre *Indoplanorbis exustus* et *Pyrgophysa forskali* ne présentent que l'accouplement unilatéral comme les Bulins et les Limnées.

Chez les Basommatophores il n'y a pas de phase préliminaire d'excitation réciproque comme celle dont les *Helicidæ* et *Limacidæ* donnent le spectacle si souvent décrit. L'individu qui doit jouer le rôle de mâle, s'établit sur la coquille de son conjoint, qui continue de ramper et de se nourrir ; il étend sa gaine musculeuse, dévaginée, vers l'orifice femelle de l'individu fécondé. L'« *immissio penis* » se produit ensuite, souvent après plusieurs heures de tentatives chez *Bulinus* et *Indoplanorbis*, le couple est en général immobile lorsque la copulation est effective. Il y a donc transport direct du sperme.

J'ai observé quelquefois des Limnées isolées dévaginant leur appareil copulateur comme à la phase préliminaire d'un accouplement normal. Künkel (1908) et Colton (1918) ont noté la mobilité de la gaine musculeuse susceptible de prendre diverses orientations ; s'agit-il de tentatives d'« autocopulation » ?. Ce mode de féconda-

tion anormal, observé une fois par Von Baer (1835) chez *Limnæa auricularia* a été invoqué à plusieurs reprises pour expliquer la fécondité des Pulmonés isolés (voir p. 69). Seul Holzfuss (1914) paraît avoir constaté deux fois ce phénomène chez *Limnæa stagnalis* et peut-être Precht (1936) chez *Planorbis carinatus* ; personnellement je ne l'ai jamais vu s'accomplir. Il est naturellement irréalisable chez les formes aphalliques (Bulins de type B).

Dans les populations naturelles, il est difficile de savoir dans quelle mesure l'accouplement précède la ponte. Deux chapitres dans l'ouvrage de Pelseneer (1935, p. 429 et 442) rassemblent de nombreuses observations éthologiques publiées sur ce sujet. Dans le cas des Pulmonés susceptibles d'autofécondation, les rapports entre l'accouplement et la ponte ne peuvent être établis, comme nous le verrons, qu'à la suite d'expériences d'ordre génétique.

III. — Pontes.

La forme des pontes des Basommatophores européens est bien connue. Nekrassow (1929), Reichmuth (1936), Precht (1936), Bloch (1938) ont insisté, dans leurs descriptions récentes, sur les différences plus ou moins prononcées qui existent entre les espèces. Les œufs des *Limnæidæ* sont disposés en plusieurs rangées dans une masse gélatineuse, élastique, formant des cordons rectilignes ou arqués, que l'animal dépose en se déplaçant lentement. La sécrétion des glandes annexes qui englobe les œufs, d'abord laiteuse et plastique, devient transparente et se gonfle dans l'eau en quelques heures. La couche externe est souvent de consistance plus ferme que la gelée visqueuse qui enrobe les œufs. Les pontes de *Planorbidæ* sont, au contraire, circulaires et aplaties. Celles de *Bulinus contortus* se rapprochent de ce type. Les œufs sont disposés en une seule couche, suivant une ou deux rangées concentriques en fer à cheval et tellement comprimés dans une enveloppe coriace qu'ils sont déformés par pression réciproque. Cet aspect caractéristique a été très exactement figuré, entre autres, par Anderson (1923) et Brumpt (1928). Il se retrouve aussi chez d'autres formes voisines *Pyrgophysa*, *Physopsis* (Van den Berghe 1936) et *Indoplanorbis exustus* (Brumpt 1936).

J'ai rarement pu observer un Bulin en train de pondre, bien que cet acte ait lieu quelquefois dans la journée (1).

Etant donné le petit nombre d'œufs que contient chaque masse, leur émission est rapide. Ils sortent un à un, en dilatant l'étroite ouverture vaginale, entourés de la sécrétion encore fluide des glandes utérines. Le pied du Mollusque est replié et forme une sorte de gouttière guidant les œufs de la base du cou vers la sole pédieuse, sous laquelle ils viennent se rassembler, pendant que le Bulin décrit un mouvement tournant en appliquant la ponte sur le support. Lorsque l'émission est terminée, l'animal repasse plusieurs fois en tous sens sur la ponte étalée et encore malléable. En une heure ou deux l'enveloppe de la ponte est devenue ferme, transparente, elle adhère fortement au support. Il est alors difficile de la détacher sans provoquer l'éclatement des œufs et la projection de l'albumine, sous forme de gouttes jaunes plus denses que l'eau.

L'*œuf* lui-même comprend une coque très mince et transparente remplie de sécrétion de la glande de l'albumine, liquide visqueux (incolore chez les Limnées et les Physes, jaune chez les Bulins) au sein duquel flotte l'embryon. Dans l'œuf qui vient d'être pondu, cet embryon est représenté par une petite sphère dense, mesurant un peu moins d'un dixième de millimètre de diamètre, située au point le plus bas à l'intérieur de la coque.

Anomalies. — D'innombrables anomalies ont été signalées dans les pontes des Pulmonés aquatiques.

Il m'est arrivé plusieurs fois de rencontrer des masses gélatineuses entièrement dépourvues d'œufs dans les bocaux de Limnées, soit au début de leur activité génitale, soit après une période de reproduction intense. Tous les intermédiaires existent entre ces masses vides et les pontes normales contenant plus de 100 œufs. Les anomalies sont surtout fréquentes quand un animal, conservé pendant un certain temps dans un état voisin de l'inanition, est remis en culture forcée. La reprise de l'activité de la gonade et des glandes annexes n'est pas toujours harmonique et l'on peut obtenir des masses contenant quelques coques normales mais sans vitellus, ou des ovocytes sans coque, agglomérés dans la gelée, ou bien encore des œufs bien constitués mais contenant plusieurs germes.

Quelques œufs polyvitellins se rencontrent parfois à l'extrémité d'une ponte

(1) La ponte est souvent nocturne chez les Basommatophores, Krull (1931), Pelseneer (1935, p. 473), Precht (1936). Chez certains Planorbes la ponte continue à avoir lieu pendant les heures nocturnes même après inversion du rythme d'éclairement (Cole 1925).

normale. J'en ai observé de nombreux cas chez *Limnæa stagnalis* et *Physa acuta*, rarement chez *Bulinus contortus*. Le nombre de germes est très variable de 2 à plus de 24 dans une même coque. Crabb (1931) et Winsor (1932) ont consacré une mise au point à la « polyvitellinie » chez les Limnées. Il ne s'agit pas d'une fragmentation polyembryonique. Dans ces œufs, comme dans les œufs monovitellins de la même ponte, tous les germes subissent leur maturation et le début de la segmentation en même temps, mais lorsqu'ils sont plus de 2 ou 3 le développement avorte d'une façon plus ou moins précoce. Il semble que le manque d'espace disponible en soit la cause. Pour la même raison, dans certaines pontes de *Planorbis carinatus* contenant des œufs de taille régulièrement décroissante, seuls les grands œufs normaux permettent le développement complet.

D'une façon générale, dans les conditions d'élevage réalisées, l'évolution des embryons est parfaitement régulière et tous ont une éclosion à peu près contemporaine. Le déchet est inférieur à 1 o/o dans le cas de *Bulinus contortus*. Par contre, les pontes de quelques individus isolés de *Limnæa stagnalis* contenaient des œufs abortifs indifféremment répartis dans la masse des œufs normaux. La cause de cette léthalité m'est inconnue. Généralement ces germes étaient frappés de dégénérescence quelques jours après le dépôt de la ponte sans s'être segmentés. Ce phénomène est très différent du retard de croissance que présentent certains embryons, dans les régions des pontes les plus éloignées de la surface libre de l'eau, si le milieu est insuffisamment aéré. La coque des œufs retardataires est souvent rompue au moment de l'éclosion des individus voisins plus précoces et ils deviennent la proie des Rotifères et des Ciliés envahissant la ponte à la faveur des déchirures.

En dehors de ces cas d'infestation tardive, je n'ai pas observé de parasites à l'intérieur des pontes intactes comme ceux que Zerling (1933) et Van den Berghe (1934) ont signalés dans les pontes de *Doris* et des Bulinidés.

PREMIÈRE PARTIE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'AUTOFÉCONDATION CHEZ LES PULMONÉS

CHAPITRE PREMIER

LE PROBLÈME DE L'AUTOFÉCONDATION

I. — Cas de fécondité observés chez des Pulmonés vierges.

Plusieurs Métazoaires hermaphrodites, libres ou parasites, sont susceptibles de pondre des œufs viables sans avoir été fécondés au préalable par un autre individu (1) ; mais cette faculté ne paraît nulle part aussi répandue que chez les Pulmonés. La liste suivante qui groupe par grandes familles, les espèces dont la fécondité en isolement a été constatée dans des conditions d'élevage strictes, permet de juger de l'extension du phénomène dans ce groupe.

Basommatophores.

Limnæidés

Limnæa acuminata, L. luteola	Seshaiya (1927).
— *auricularia*	Oken (1817), Braun (1888), de Varigny (1894), Colton (1918), de Larambergue (1929).

(1) Voir à ce sujet l'importante mise au point de Gavrilov (1935).

Limnæa catascopium, *L. reflexa*, *L. humilis modicella.*	Colton (1918).
— *columella*	Colton (1912, 1918, 1922), Colton et Pennypacker (1934), Bailey (1931), C. et A. Winsor (1935).
— *japonica*	Taki (1930-1931), Sonehara (1932).
— *ovata*	Holzfuss (1914).
— *palustris*	Crabb (1928), de Larambergue.
— *peregra*	Boycott et Diver (1923, 1925, 1930), Pelseneer (1935), de Larambergue.
— *pervia*	Sonehara (1932).
— *stagnalis*	Robin (1849), de Varigny (1894, 1895), Nourry (1898), Ziegler (1908) Holzfuss (1914), Popovici-Baznosanu (1929), de Larambergue.
— *stagnalis appressa*	Crabb (1927).
— — *vulgaris*	Schodduyn (1925).

Physidés

Physa acuta	Holzfuss (1914), de Larambergue.
— *fontinalis*	Holzfuss (1914).
— *gyrina*, *P. sayi*	Crabb (1927).
— *halei*	Baker (1933).
— *heterostropha*	Poteat (1892), Colton (1918).

Ancylidés

Ancylus fluviatilis	Colton (1918).

Planorbidés

Planorbis boissyi	de Larambergue.
— *corneus*	Holzfuss (1914), Allen (1935).
— *exacutis*, *P. parvus*	Colton (1918).
— *marginatus*	Holzfuss (1914).
— *metidjensis*	Brumpt (1928, 1936).
— *vortex*	Chadwick (1903).
Indoplanorbis exustus	Brumpt (1936), de Larambergue.

Bulinidés

Bulinus contortus	Brumpt (1928), de Larambergue (1930, 1934, 1937).
Pyrgophysa forskali	de Larambergue.

Stylommatophores.

Arionidés

Arion ater	Wotton (1892).
— *empiricorum*	Künkel (1911, 1916).
— *hortensis*, *A. minimus*, *A. simrothi*, *A. subfuscus*	Künkel (1916).
Philomycus bilineatus	Ikeda (1929, 1937).

Limacidés	
Agriolimax agrestis, A. reticulatus	Luther (1915).
— *lævis*	Rosenwald (1927).
Limax cinereoniger	Künkel (1911, 1916).
— *cinereus, L. variegatus*	Künkel (1916).
— *flavus*	Laurent (1851).
— *tenellus*	Künkel (1934).
Hélicidés	
Helix hortensis	Lang (1912).
— *nemoralis*	Stelfox (in Diver et Boycott 1925).
Bradybæna similaris stimpsoni	Emura et Ikeda (1934).
Zonitidés	
Hyalinia cellaria	Baudelot (1863).
Vitrinidés	
Vitrina brevis	Künkel (1929).

Cette énumération est probablement incomplète (1) bien qu'elle comporte des additions aux listes récemment dressées par Pelseneer (1935), Lamy (1935) et Gavrilov (1935) et de nouvelles expériences d'élevage permettraient sans doute d'y ajouter encore un grand nombre de cas.

Quelques auteurs (Plate 1891, Simroth 1900, 1912, p. 636) considéraient un certain nombre d'espèces, en particulier des Stylommatophores prédateurs, solitaires dont la biologie est mal connue, comme pouvant se dispenser de façon normale ou facultative de la fécondation croisée, grâce à certaines structures anatomiques destinées, d'après eux, à réunir les éléments sexuels autochtones et à assurer l'autofécondation. J'ai délibérément écarté ces espèces, qui figurent dans la liste donnée par Gavrilov, pour limiter mon énumération aux Pulmonés dont on a constaté de façon certaine la fécondité dans des conditions expérimentales d'élevage les plaçant à l'abri de toute insémination d'origine étrangère.

(1) E. Chemin vient de constater l'éclosion d'œufs pondus par une *Testacella europæa* qu'il a élevée dans un strict isolement [*Tr. Station zool. Wimereux* XIII, p. 85, 1938.]

II. — Autofécondation et parthénogenèse.

Cette faculté de reproduction autonome a été considérée le plus souvent comme une manifestation d'hermaphrodisme suffisant et désignée par le terme d'*autofécondation*. Cependant, en l'absence de données cytologiques, l'hypothèse d'une parthénogenèse facultative ou pseudogamique avait été envisagée par J. Pérez (1877), Simroth (1893), Lang (1911) et, dans son dernier ouvrage, Pelseneer (1935) parle encore de cas de *parthénogenèse par hybridation* et *par isolation*. Il n'est pas sans intérêt de relever quelques données récentes sur la parthénogenèse naturelle chez les Mollusques, avant d'examiner ces interprétations.

A. — *Parthénogenèse naturelle chez les Mollusques.*

La parthénogenèse naturelle paraît très rare chez les Mollusques ; on n'a encore signalé ce mode de reproduction que chez deux espèces de Gastropodes Prosobranches, uniquement représentées par des femelles vivipares.

La première est un Hydrobiide, *Paludestrina jenkinsi* Smith (1) dont le mâle est inconnu. L'appareil génital des femelles comporte un utérus, où se développent les jeunes, et, comme dans les formes voisines dioïques *P. ventrosa* et *P. ulvæ*, une poche copulatrice et un réceptacle séminal. Boycott (1919) éleva deux générations successives sans observer ni mâle, ni trace d'hermaphrodisme et Robson (1923) obtint cinq générations par « parthénogenèse thélytoque ». L'étude cytologique de la maturation a été entreprise par Rhein (1935) qui a signalé, dans une courte note, l'émission d'un seul globule polaire à la suite d'une cinèse où les chromosomes sont en nombre diploïde. A ces résultats concordants s'opposent ceux de Krull (1935), qui décrit une phase d'hermaphrodisme fugace et pense que les œufs se développent par autofécondation

(1) Bœttger (1931) rattache cette forme à l'espèce américaine bisexuée *Potamopyrgus crystallinus* dont elle représenterait un mutant parthénogenétique répandu depuis peu sur les côtes de la Mer du Nord, dans les eaux saumâtres et les estuaires, il s'agit peut-être d'un cas de « parthénogenèse géographique » (Vandel).

mais sans en apporter la preuve, de sorte que ce cas demande encore des éclaircissements.

L'absence du mâle vient d'être signalée, en outre, chez une espèce américaine *Campeloma rufum* (Mattox 1936, Van Cleave et Altringer 1937). Ce Viviparidé présente une parthénogenèse diploïde, les ovocytes n'émettent qu'un seul globule polaire sans réduction chromatique, comme l'a bien établi Mattox (1937, 1938).

En dehors de ces deux exemples on connaît encore quelques cas de parthénogenèse naturelle rudimentaire qui ne nous retiendront pas.

B. — *Parthénogenèse par hybridation.*

Les cas de « parthénogenèse par hybridation » se rattachent indirectement aux phénomènes qui nous occupent, limités par définition à la reproduction de Pulmonés isolés, privés d'accouplement.

Malgré l'abondance des accouplements bispécifiques, obtenus ou observés chez les Mollusques, il ressort de la mise au point récente de Bœttger (1935) que l'hybridation est tout à fait exceptionnelle, même entre espèces très voisines comme *Helix (Cepæa) nemoralis* et *hortensis*. A la suite de certains croisements de ces espèces entre elles et avec *H. austriaca* (*vindobonensis*), Lang (1911) ne récolta que des descendants purement matroclines. Pelseneer (1919, 1920) fit la même constatation pour les Limnées. Il obtint facilement l'accouplement entre individus des différentes espèces : *Limnæa peregra*, *L. auricularia*, *L. palustris*, *L. stagnalis* et *L.* (*Amphipeplea*) *glutinosa*, isolés avant la période de reproduction. Dans tous les cas, non seulement la forme des pontes, le nombre et la disposition des œufs correspondaient au type habituel de l'espèce qui les avait déposés (ce qui n'avait rien que de très naturel) ; mais encore tous les embryons et les jeunes éclos, reproduisaient uniquement les caractères maternels. Les expériences semblables de Boettger (1935) donnèrent des résultats identiques.

L'origine de ces descendances matroclines pouvait être attribuée à une autofécondation, à une parthénogenèse normale ou à une parthénogenèse induite par le sperme étranger (*pseudogamie* Focke, *gynogenèse* Wilson). Ces trois hypothèses ont été envisagées à propos des *Helix* par Lang (1911) qui retint d'abord la dernière. L'étude cytologique de quelques-uns de ces « faux hybri-

des », confiée à Baltzer (1913), a montré qu'ils possédaient la formule chromosomique diploïde de l'espèce mère dont ils présentaient les caractères morphologiques, et Lang (1912) revint à l'hypothèse d'une autofécondation, déclenchée par l'accouplement hétérogène chez ces *Helicidæ* généralement stériles à l'état vierge.

Il faut remarquer que des processus de régulation, comme il s'en produit dans les cas de parthénogenèse artificielle ou de fécondation hétérogène (Echinodermes, Lamellibranches, Batraciens), auraient pu expliquer tout aussi bien, dans l'hypothèse de la pseudogamie, le rétablissement de la diploïdie nécessaire au développement normal de l'embryon. Dans le cas des Limnées, Pelseneer (1919, 1920, 1935) pense qu'il s'agit de pseudogamie et s'appuie sur deux ordres de faits : la non-hérédité des caractères paternels, l'émission d'un seul globule polaire, resté visible jusqu'à un stade avancé de l'embryogenèse, au moins chez *Limnæa auricularia*, *L. palustris* et *L. glutinosa*.

Le premier argument ne peut être décisif, car une seule génération de descendants de ces croisements a été élevée. Or, les recherches approfondies de Boycott, Diver et leurs collaborateurs (1925, 1930, 1938) sur la sinistrosité de *Limnæa peregra*, ont montré que la transmission du caractère paternel, même dominant (dextre), ne se manifeste qu'à la deuxième génération (*delayed inheritance*), la symétrie de l'embryon étant déterminée conformément au génotype maternel avant la fécondation. Il pourrait en être de même pour les caractères morphologiques généraux permettant de distinguer les embryons ou les jeunes des différentes espèces croisées.

La présence d'un globule polaire unique, visible sur le vivant grâce à la transparence des œufs, a une autre importance et suggère l'existence d'un processus de maturation spécial. Dans les deux cas de parthénogenèse naturelle actuellement signalés, une seule division de maturation se produit en effet. Je reviendrai plus loin sur la discussion de ce deuxième argument, à propos de l'étude *in vivo* des œufs pondus par les Limnées isolées (voir p. 31). Notons seulement que la pseudogamie, avec des modalités variées, a été observée cytologiquement dans les œufs de plusieurs espèces fécondées expérimentalement par du sperme hétérogène ou rendu inactif par divers traitements (1), et qu'elle se produit naturellement

(1) Irradiation, Hertwig (voir Wilson 1925, p. 460, Vandel 1930, p. 166), tripaflavine, Dalcq (1931).

chez quelques formes de Nématodes. En particulier, chez des hermaphrodites du genre *Rhabditis*, les ovocytes sont activés par la pénétration d'un spermatozooïde autochtone, sans qu'il y ait amphimixie. Ils se développent par parthénogenèse en n'émettant qu'un seul globule polaire (Belar 1924). Ce dernier exemple nous amène à la troisième catégorie : s'agit-il d'une autofécondation partielle dans la « parthénogenèse par isolation » ?

C. — *Parthénogenèse par isolation.*

Sous cette rubrique, Pelseneer (1935) classe les phénomènes qui nous occupent et énumère une partie des espèces que j'ai citées plus haut. Il a lui-même pu élever six générations de *Limnæa peregra* vierges, mais ne précise pas, pour justifier cette interprétation de parthénogenèse, si leurs œufs, comme ceux des espèces qu'il avait essayé d'hybrider, ne présentaient qu'un seul globule polaire.

Pelseneer (1935, p. 393) reconnaît que « toutefois l'autofécondation paraît véritable au moins dans certains cas où deux globules polaires ont été observés ». Mais cette constatation, faite en effet par plusieurs auteurs (voir p. 31), ne pouvaient apporter, comme nous venons de le voir, qu'une présomption en faveur de l'autofécondation.

La fécondité des Pulmonés sans accouplement préalable, quelque vraisemblable que fut sa nature autogame, se prêtait encore récemment à diverses hypothèses.

CHAPITRE II

ÉTUDE *IN VIVO* DES ŒUFS PONDUS

Grâce à la transparence de la coque de l'œuf, il est possible d'observer, en chambre humide, *in vivo*, le développement de l'embryon. Ce procédé, utilisé par de nombreux embryologistes (1) avant l'avénement de la technique histologique, reste précieux pour repérer les stades et a permis à Comandon et de Fontbrune de réaliser leur remarquable film sur le développement de la Limnée. L'enregistrement cinématographique a révélé plusieurs faits nouveaux : la rotation des globules polaires au moment de leur émission, l'intensité des mouvements cytoplasmiques dans la zone corticale de l'ovocyte, l'ascension de celui-ci dans l'albumine au début de la segmentation, puis ses pulsations rythmiques et le rejet du « chorion » et des globules polaires.

Dans l'ovocyte récemment pondu, les gouttelettes vitellines sont à peu près uniformément répandues dans toute la masse, sauf au centre où existe une zone claire qui ne tarde pas à s'étendre vers le pôle animal. Conklin (1910) y voyait la trace de la vésicule germinative. Il s'agit sans doute de la région déjà occupée par le premier fuseau de maturation que j'ai toujours trouvé formé au moment où l'ovocyte est pondu.

Le premier globule polaire se dessine sous forme d'une saillie de cytoplasme hyalin surmontant le pôle animal débarrassé de vitellus. Un étranglement isole bientôt un globule sphérique de 12 μ de diamètre, transparent, à l'intérieur duquel on distingue de petits grains réfringents, les chromosomes, disposés suivant une circonférence. L'émission du deuxième globule polaire se prépare au pôle animal de l'ovocyte, toujours libre et débarrassé de vitellus. Une nouvelle saillie soulève le premier globule et s'étrangle à son tour. Le deuxième globule est plus petit, moins transparent et reste appli-

(1) Les globules polaires ont été découverts justement de cette façon en 1824 par Carus chez *Limnæa*

qué contre l'ovule. On ne distingue pas chez *Bulinus* de membrane vitelline soulevée. Au début de la segmentation les deux globules sont très visibles si l'œuf est bien orienté. Les figures de Brumpt (1928) relatives à *Bulinus* sont très exactes.

Ces phénomènes peuvent être observés sur le vivant pendant les premières heures qui suivent la ponte, aussi bien dans les œufs dits « sauvages » provenant de Pulmonés élevés en vrac ou accouplés, que dans les œufs pondus par les individus vierges appartenant aux différentes espèces que j'ai élevées.

Mais souvent, en particulier chez les Limnées, d'après mes observations et celles de Crabb (1927), le premier globule polaire sphérique n'est relié à l'embryon que par un étroit pédoncule et se sépare de façon précoce, dès le début de la segmentation. Dans plusieurs cas, je l'ai trouvé flottant dans l'albumine où sa transparence le rend difficile à distinguer et où il dégénère sans se diviser. Cette disparition prématurée explique peut-être que Pelseneer, observant des pontes en cours de développement, n'ait remarqué qu'un seul globule polaire. Dans les expériences de Pelseneer, il s'agissait d'ailleurs, non de Limnées vierges comme le disent Crabb (1927, p. 68, 1928, p. 83) et Ikeda (1937, p. 68), mais de Limnées accouplées avec un partenaire d'une espèce différente. Dans ce cas, si le sperme étranger parvient jusqu'aux ovocytes (1), il est possible qu'il déclenche une maturation anormale dont l'évolution cytologique serait intéressante à connaître. Mais il est bien possible aussi que la plupart des œufs aient été fécondés par du sperme autochtone et qu'un des globules polaires soit passé inaperçu. Bœttger (1935) a repris des expériences d'hybridation similaires et observé l'émission de deux globules polaires, comme dans les œufs déposés par des Limnées vierges. C'est à la suite de constatations semblables que Colton (1918) pour *Limnæa*, Künkel (1911) pour *Arion* et *Limax*, Rosenwald (1927) pour *Agriolimax*, Brumpt (1928) pour *Bulinus* avaient conclu à un processus de maturation normal dans les œufs provenant d'individus séquestrés.

Mais la véritable cause de la fertilité de ces œufs devait être précisée par une étude cytologique. C'est le premier point à élucider dans les problèmes que soulève l'hermaphrodisme des Pulmonés.

(1) Colton (1918) aurait observé le rejet du sperme étranger après les accouplements bispécifiques dont il a été témoin.

CHAPITRE III

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DE L'AUTOFÉCONDATION

L'étude *in vivo* des œufs transparents des Basommatophores permet d'assister à l'émission des globules polaires, mais ne renseigne pas sur l'évolution des noyaux spermatique et ovulaire, que seule l'étude cytologique permet de connaître. Cette étude a été faite pour plusieurs espèces de Pulmonés, d'après des œufs provenant d'individus récoltés en accouplement dans la nature ou élevés en vrac et considérés comme normalement fécondés. Comme je l'ai indiqué précédemment, aucune recherche cytologique, susceptible de donner la véritable explication de la fécondité des Pulmonés privés d'accouplement, n'avait été entreprise sur des œufs pondus par des individus vierges, jusqu'à une date relativement récente.

Les travaux de Crabb (1927, 1928), portant principalement sur *Limnæa stagnalis appressa* et *L. palustris* (mentionnant également *L. columella*, *Physa gyrina* et *P. sayi*), mes notes (1929, 1930) sur *Limnæa auricularia* et *Bulinus contortus*, enfin le mémoire de Ikeda (1937) sur *Philomycus bilineatus* ont comblé cette lacune.

Mes recherches sur ce point n'ayant encore fait l'objet que de publications préliminaires, ce chapitre est consacré :

1° à l'exposé détaillé des stades observés dans les œufs pondus par les Bulins vierges ;

2° à la discussion des résultats essentiels de l'étude cytologique de l'autofécondation de *Bulinus* et des *Limnæa stagnalis*, *L. palustris* et *L. auricularia*, en les comparant aux observations de Crabb et des auteurs qui ont étudié la fécondation normale chez divers Pulmonés.

Dans ces deux parties j'examinerai successivement les phénomènes suivants :

A) maturation ovulaire et formation du pronucleus femelle ;

B) évolution du spermatozoïde fécondant et formation du pronucleus mâle ;

C) amphimixie et début de la segmentation.

I. — Maturation ovulaire et autofécondation chez *Bulinus*.

A. — *Maturation ovulaire.*

Je n'ai jamais trouvé, dans les œufs pondus, de trace de la volumineuse vésicule germinative, qui caractérise l'ovocyte à la fin de sa période d'accroissement. Le stade le plus précoce que j'ai rencontré correspond à la métaphase de la première cinèse de maturation. C'est avec une grande régularité que cette figure se présente dans les œufs autofécondés de *Bulinus contortus* fixés quelques minutes après la ponte.

Le premier fuseau de maturation (Pl. III, fig. 1), dont les fibres convergent vers deux asters d'inégale importance distants de 35 à 40 μ, est déjà orienté vers le pôle animal où se dessine une légère protubérance. Il occupe le centre d'une région dépourvue d'enclaves qui correspond à la zone hyaline, visible sur le vivant, qui unit le pôle animal au centre de l'ovocyte. L'aster polaire a pris un aspect dissymétrique et le centre de convergence de ses irradiations est tout près de la périphérie. L'aster inférieur occupe à peu près le centre de l'ovocyte. Il comprend, dans les préparations fixées au Bouin et colorées à l'hématoxyline, une zone centroplasmique assez colorée, autour de laquelle les granulations du cytoplasme, moins denses, sont disposées en lignes divergentes entremêlées de fibres plus colorées qui s'insinuent jusque entre les vacuoles vitellines refoulées vers la périphérie.

Les chromosomes sont disposés à l'équateur du fuseau, reliés à des fibres plus colorables. La plaque équatoriale, dont le diamètre atteint 12-15 μ, se trouve sur 3 coupes successives, dont une seule, qui intéresse l'axe du fuseau et contient la tête du spermatozoïde est représentée sur la figure. Les chromosomes, en forme de V couché ou étirés avec un renflement central, sont très caractéristiques ; leur scission, déjà effectuée pour certains, n'est pas rigoureusement synchrone.

Il est naturellement impossible de déterminer de façon précise

le nombre exact des gémini d'après la reconstitution d'images empruntées à plusieurs coupes successives intéressant la première mitose de maturation de profil. Cette orientation est par contre favorable à l'étude de la forme des chromosomes. En raison de leur étirement et de leur division déjà amorcée dans les métaphases que j'ai pu examiner suivant l'axe du fuseau, mes numérations restent incertaines et oscillent entre 32 et 36 gémini.

Pendant l'anaphase (Pl. III, fig. 2) la saillie polaire s'accentue. L'aster supérieur s'y engagera avec un des lots de chromosomes en entraînant, par le fait du raccourcissement du fuseau, l'autre lot et l'aster inférieur qui émigre du centre vers le pôle animal.

A la télophase (Pl. III, fig. 3), au niveau de l'équateur du fuseau où les fibres se colorent intensément, se produit un étranglement qui isole le premier globule polaire. Un reste fusorial transitoire le relie à l'ovocyte. Les formations achromatiques s'évanouissent ensuite dans la zône polaire qui reste libre de gouttelettes vitellines.

Le premier globule polaire est sphérique, dépourvu d'enclaves deutoplasmiques. Il mesure environ 12 μ de diamètre ; on y distingue parfois quelques fibres achromatiques qui persistent un temps, puis toute trace d'aster disparaît. Le reste fusorial perd sa colorabilité et le premier globule polaire n'est plus relié à l'ovocyte que par un étroit pédoncule qui se rompt parfois de façon précoce. Les chromosomes, d'abord tassés (Pl. III, fig. 3), prennent ensuite une disposition circulaire (Pl. III, fig. 4, 5, 6) visible sur le vivant. Ils affectent des formes irrégulières ou se désintègrent, ce qui rend leur numération aléatoire.

Pendant l'intercinèse, le noyau ovulaire ne présente pas de phase de repos. Les chromosomes, très petits, restent individualisés et se dispersent légèrement au pôle animal parcouru par de fortes irradiations achromatiques. J'ai figuré (Pl. III, fig. 4) l'aspect caractéristique de cette phase à laquelle succède bientôt la deuxième division de maturation.

Le deuxième fuseau de maturation (Pl. III, fig. 5) s'oriente comme le premier mais il est moins étendu. La distance entre les centres est de l'ordre de 25 μ. Le pôle animal est d'abord légèrement déprimé. Les chromosomes métaphasiques, qui ont conservé leur forme depuis l'intercinèse, sont disposés dans le plan équatorial par paires dont les éléments constituants sont régulièrement

superposés. Au pôle interne du fuseau se trouve en général une centrosphère peu colorée, entourée d'une zone plus sombre et de rayons moins étendus que dans la figure correspondante de la première cinèse.

Dans les œufs pondus par des Bulins vierges, l'émission du deuxième globule polaire se produit régulièrement, par un processus analogue à celui de la cinèse précédente, en soulevant le premier globule. Le second est un peu plus petit, mesurant 8 à 10 μ de diamètre seulement. Les chromosomes, irréguliers, perdent généralement leur colorabilité à l'hématoxyline et un noyau quiescent se reconstitue. Un reste fusorial, d'abord intensément colorable, relie au pôle animal le deuxième globule polaire qui ne conserve pas, en général, sa forme sphérique et devient déprimé.

Le groupe télophasique des chromosomes ovulaires se transforme sur place en pronucleus femelle composé d'abord d'un petit nombre de vésicules contenant des blocs chromatiques arrondis. Les irradiations astériennes s'évanouissent à partir du centre de la figure achromatique, laissant le pôle animal occupé par le pronucleus femelle dans une aire uniformément granuleuse sans vacuoles vitellines.

Ainsi se termine le cycle de maturation de l'ovocyte pondu par un Bulin vierge. J'ai comparé cette évolution, qui est d'une parfaite régularité, avec les phases que traversent les œufs pondus dans des élevages en vrac où les animaux s'accouplaient, sans constater de différence.

B. — *Evolution du pronucleus mâle.*

Dans les œufs fraîchement pondus, on remarque généralement une petite sphère, retenant fortement l'hématoxyline, toujours contenue dans la zone corticale de l'œuf et accompagnée de fragments flagellaires plus ou moins importants (Pl. III, fig. 11). Comme l'indique l'existence exceptionnelle de stades moins évolués, il s'agit d'une première transformation du spermatozoïde fécondant, dont la pénétration est naturellement antérieure à la formation des enveloppes de l'œuf et de la ponte.

Dans une ponte autofécondée, fixée immédiatement après son dépôt, j'ai trouvé un œuf, parmi d'autres où l'élément mâle était déjà plus évolué, qui contenait un spermatozoïde presque typique

(Pl. III, fig. 9). La tête, conique, légèrement arquée, mesurait 1,5 μ à la base et 3 μ de long. Dans la même coupe, un fragment de queue facilement reconnaissable s'étendait sur une longueur de 30 μ dans le cytoplasme ovulaire, en arrière de la tête, bien que déjà séparé d'elle. Dans un autre œuf, à côté de débris de queue, j'ai trouvé une tête presque sphérique (Pl. III, fig. 10), mesurant 2,5 μ sur 3 μ, légèrement déprimée à l'un des pôles. Dans les autres coupes sériées intéressant chacun de ces deux œufs, je n'ai rencontré aucun autre spermatozoïde, il s'agissait bien par conséquent du spermatozoïde fécondant un peu moins transformé qu'il ne l'est d'habitude au moment où l'ovocyte est pondu.

Pendant la durée du premier cycle cinétique on rencontre constamment, comme je l'ai indiqué, dans la couche corticale de l'ovocyte, souvent à 5 ou 6 μ seulement de la surface, la masse nucléaire compacte du pronucleus mâle sous forme d'une sphère aplatie, intensément colorable à l'hématoxyline. Elle mesure 4 à 5 μ de diamètre à l'équateur ; l'aplatissement polaire lui donne l'aspect, vu de profil, d'un ménisque légèrement concavo-convexe. La rupture de la pièce intermédiaire est certainement précoce, elle était déjà effectuée dans les stades les plus jeunes que je viens de décrire. Il est bien certain dans tous les cas, que le spermatozoïde fécondant pénètre l'ovocyte à l'état caudé, comme en témoigne l'importance (voir page 46) des fragments flagellaires que l'on trouve entraînés dans la zone corticale de l'ovocyte. Ces fragments sont bien reconnaissables à l'aspect spiralé que leur donnent les deux filaments très colorables enroulés autour de la pièce intermédiaire ; la dégénérescence qu'ils subissent exagère cet aspect qui rappelle celui que figure Retzius (1906), par exemple, d'après des préparations obtenues par macération.

Sur 63 œufs, fixés pendant la première cinèse de maturation et débités en séries de coupes complètes, un seul possédait deux pronuclei mâles dont l'un était plus évolué que l'autre (Pl. III, fig. 7). La monospermie paraît donc régulière dans l'autofécondation chez *Bulinus*. On observe cependant, sur le vivant, quelques spermatozoïdes surnuméraires, sans doute entraînés par l'ovocyte, inclus et immobiles dans l'albumine. Malgré le procédé de dégangage, utilisé avant l'inclusion des œufs, il arrive que de petits fragments d'albumine restent adhérents au vitellus. J'ai quelquefois rencontré des spermatozoïdes dans ces fragments. Dans le cas d'un œuf

récemment pondu (Pl. III, fig. 7), j'en ai trouvé deux parfaitement reconnaissables, dont la tête était simplement au contact de l'ovocyte, celui-ci contenait un pronucleus mâle sphérique. Dans un autre œuf plus âgé (Pl. III, fig. 8), dont les pronuclei mâle et femelle étaient déjà formés et réunis au pôle animal, j'ai trouvé dans un fragment d'albumine voisin de ce pôle, un spermatozoïde encore intact. L'ovocyte doit se trouver entouré de spermatozoïdes normalement caudés au moment où se produit la pénétration de l'élément fécondant. Celui-ci subit rapidement la première étape de la métamorphose en pronucleus mâle, que je viens de décrire, tandis que les autres spermatozoïdes entraînés conservent leur forme, au moins jusqu'au début de la segmentation. Dans les œufs pondus, je n'ai pu distinguer de membrane vitelline à la périphérie de l'ovocyte, même là où le contact était maintenu avec un fragment d'albumine accidentellement conservé. Dans mes préparations, l'ovocyte apparaît comme limité seulement par une zone de cytoplasme cortical homogène. Cette absence de membrane vitelline dans les œufs d'autres Pulmonés a également frappé S. Bloch (1938).

Vers la fin de la première division de maturation, en général pendant l'émission du premier globule polaire, sans qu'il soit possible d'établir une correspondance parfaite entre la maturation de l'ovule et l'évolution du pronucleus mâle, celui-ci se transforme et l'aster spermatique apparaît.

Le pronucleus mâle devient moins opaque ; son écorce seule reste uniformément colorable, mais laisse apercevoir, au centre de la face concave, une invagination qui était masquée auparavant. Au centre de cette dépression, visible de profil sur une coupe méridienne sectionnant le pronucleus (Pl. III, fig. 13), se trouve un point noir très net sur certaines préparations. L'écorce chromatique prend ensuite un aspect réticulé. Le pronucleus de nouveau sphérique et obscurément vacuolisé, s'est légèrement contracté pendant cette métamorphose, qui n'est pas sans analogie avec la série des transformations nucléaires que la spermatide subit, en sens inverse, à la fin de la spermiogénèse.

La formation du spermaster est assez tardive ; cette figure achromatique apparaît au voisinage du pronucleus mâle, lorsque celui-ci, encore tout près de la périphérie, a pris l'aspect réticulé dont je viens de parler (Pl. III, fig. 14). Elle est plus profondément située que lui dans le cytoplasme et se présente d'abord sous forme d'un

petit aster dont les irradiations s'étendent en divergeant régulièrement à partir d'une zone centroplasmique finement granuleuse, sans centriole visible dans mes préparations (Pl. III, fig. 14, 15).

Pendant que s'effectue la deuxième cinèse de maturation, quelquefois avant, l'aster spermatique émigre vers le centre de l'ovule. Le pronucleus mâle est également plus profondément situé dans le cytoplasme. Je ne l'ai jamais trouvé entouré par les irradiations achromatiques. Sa migration est indépendante de celle de l'aster ; celui-ci disparaît avant la réunion des pronuclei.

Le pronucleus mâle conserve le même aspect et ne paraît pas augmenter de volume jusqu'au moment où le pronucleus femelle s'organise à son tour après l'émission du deuxième globule polaire. A ce moment le pronucleus mâle (Pl. III, fig. 16) se trouve constamment près du centre de l'œuf, dans une zone de cytoplasme homogène sans vacuoles vitellines. Comme le pronucleus femelle, il est constitué par un ensemble de caryomères contenant des granulations ou des blocs chromatiques irréguliers, exagération de la structure vésiculeuse amorcée au moment de l'apparition du spermaster. Dans les deux noyaux le nombre de caryomères est variable, leur membrane nucléaire est souvent à peine colorable.

C. — *Amphimixie.*

La réunion des pronuclei ne se produit pas au centre de l'œuf, mais au pôle animal où demeure le pronucleus femelle près du point d'émission du deuxième globule polaire.

La comparaison des figures 16 à 20 (Pl. III) toutes à la même échelle, donne une idée de l'évolution des pronuclei. Lorsque ceux-ci sont au contact l'un de l'autre, les caryomères de chacun se résolvent en une vésicule unique de dimension considérable, contenant des blocs arrondis ou ovoïdes très colorables. Il devient impossible de distinguer, comme on pouvait le faire auparavant d'après leur position, le pronucleus mâle du pronucleus femelle ; ils sont étroitement appliqués l'un contre l'autre, mesurent plus de 25 μ et forment un ensemble nucléaire intéressé par quatre ou cinq coupes successives. Dans la plupart des cas (Pl. III, fig. 18) on peut encore distinguer ces deux vésicules accolées. Il n'y a pas à proprement parler de fusion des pronuclei.

Les blocs chromatiques perdent leur colorabilité et les nuclei ne contiennent plus que des grains sidérophiles appliqués contre leurs parois ou disséminés entre les sphérules décolorées (Pl. III, fig. 19). Comme on le voit sur la coupe représentée, qui n'intéresse qu'un seul des pronuclei, près d'une dépression de la membrane nucléaire, un petit aster irradie de courtes fibres dans le cytoplasme. Une formation exactement semblable se rencontre dans les coupes suivantes, au pôle opposé de la masse des noyaux. Cette nouvelle formation achromatique est l'origine du premier fuseau de segmentation.

Les asters deviennent plus importants et leurs irradiations englobent les noyaux, dont les sphérules décolorées disparaissent tandis que des filaments flexueux, qui ne sont autres que les chromosomes prophasiques, s'organisent et sont libérés par la dissolution des membranes nucléaires (Pl. III, fig. 20).

Un fuseau court se forme d'abord par la réunion des fibres émanées des deux asters à travers la zone occupée par les nuclei, puis l'ensemble de la figure mitosique se déplace vers le centre de l'œuf (Pl. III, fig. 6). L'orientation du fuseau est naturellement perpendiculaire à l'axe des pôles indiqué par les globules polaires et par la stratification des enclaves vers le pôle végétatif. Les chromosomes sont de forme allongée.

J'ai suivi les premières mitoses de segmentation afin de m'assurer qu'il n'intervenait, au début de l'embryogenèse, aucun phénomène d'élimination chromatique ou de régulation anormale dans les œufs autofécondés de *Bulinus contortus*.

Conclusions

Dans les pontes déposées par un individu isolé de *Bulinus contortus*, les ovocytes achèvent leur maturation. Ils émettent deux globules polaires suivant un processus méiotique normal. Ils sont activés par un spermatozoïde autochtone, dont les transformations aboutissent à l'amphimixie, réalisant ainsi l'autofécondation.

Je n'ai remarqué aucune différence entre les phénomènes nucléaires observés dans les œufs pondus par des individus certainement vierges et par des individus qui avaient été fécondés.

II. — Maturation et autofécondation chez *Limnæa*. Comparaison et discussion des résultats relatifs à la cytologie de la fécondation.

En exposant, suivant le même plan que dans les paragraphes précédents, les stades observés dans les œufs de *Limnæa*, je comparerai les résultats de mes recherches sur la cytologie de l'autofécondation à ceux de Crabb et aux descriptions des phénomènes de maturation et d'amphimixie observés par d'autres auteurs, chez des espèces voisines, dans des œufs considérés comme provenant d'une fécondation croisée normale.

A. — *Maturation ovulaire.*

Au moment de la ponte, j'ai régulièrement trouvé les œufs provenant d'individus isolés ou croisés appartenant aux trois espèces de Limnées que j'ai étudiées, (*L. stagnalis* (Pl. IV, fig. 21), *L. palustris*, *L. auricularia*), à la métaphase de la première cinèse de maturation, comme ceux de *Bulinus*. Ceci confirme les observations de Crabb (1928) pour *L. palustris* et de Perrot (1934) pour *L. stagnalis rhodani*. Ce stade est aussi le plus précoce rencontré par Kostanecki et Wierzejski (1896) chez *Physa fontinalis* et le plus fréquent dans les œufs récemment pondus de *Limnæa elodes* (Linville 1900) et de *L. stagnalis appressa* (Crabb 1927). Cependant, chez cette espèce, Crabb a trouvé quelques œufs déjà segmentés avant d'avoir quitté la gonade. Cette évolution accélérée serait régulière dans le cas d'*Arion empiricorum* où la fécondation et le début de la segmentation, d'après Lams (1910, 1936), auraient lieu normalement dans l'ovotestis même. Chez différents *Arion* et d'autres Stylommatophores, *Limacidæ*, *Helicidæ*, les recherches anciennes de J. Pérez (1879), Mark (1881), Platner (1886), Garnault (1889), Byrnes (1899), Linville (1900) et plus récemment celles de Künkel (1916), Perrot (1937), Ikeda (1937) ont montré que les phénomènes de maturation se déroulent pendant la descente des œufs, pondus un à un à des stades de plus en plus avancés. Les Pulmonés aquatiques offrent donc la possibilité d'atteindre des stades précoces sans sacrifier les sujets en expérience. De plus, l'évolution des différents œufs agglomérés dans une même masse est à peu

près synchrone, surtout chez les formes comme *Bulinus* dont chaque ponte ne contient qu'un petit nombre d'œufs.

Les chromosomes, à la première métacinèse, ont un aspect très caractéristique. Mes figures (Pl. III, 1 et Pl. IV, 21), relatives à *Bulinus contortus* et à *Limnæa stagnalis* peuvent être comparées, entre autres, à celles que Kostanecki et Wierzejski (1896) et Linville (1900) donnent pour le stade correspondant. J'ai représenté ci-dessous, fig. 1, de façon demi-schématique à une plus grande échelle, les principales transformations des chromosomes pendant les cinèses de maturation chez *Bulinus* et chez *Limnæa palustris*.

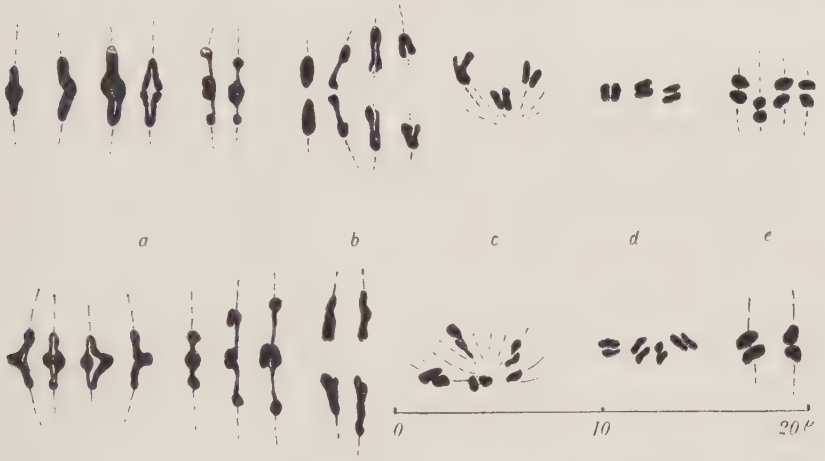


Fig. 1. — Evolution des chromosomes pendant les cinèses maturatives chez *Bulinus contortus* (rangée supérieure) et chez *Limnæa palustris* (rangée inférieure). *a*. métaphase I, *b*. anaphase, *c*. télophase, *d*. intercinèse, *e*. métaphase II. [× 2.700].

Les bivalents sont très régulièrement disposés dans le plan équatorial du premier fuseau. Ils ont le plus souvent la forme d'une croix à branches très inégales, lorsqu'ils sont vus de face. De profil, ils affectent celle d'un V couché, très ouvert, dont les branches seraient reliées aux fibres fusoriales ; certains laissent apercevoir une scission verticale. Les différents aspects figurés sous la rubrique *a*, peuvent se rencontrer ensemble dans une même plaque équatoriale. Je ne suppose pas qu'ils traduisent une individualité morphologique des chromosomes, mais je pense qu'ils correspondent à des étapes successives de la division que tous les chromoso-

mes ne franchissent pas en même temps. Dans les stades précoces ils ont un aspect massif, où la disposition des éléments constitutifs de chaque tétrade est indistincte, et se transforment, sous la traction des fibres fusoriales, en éléments allongés présentant trois renflements superposés : deux, aux points d'insertion des fibres, reliés par deux fins pédoncules au troisième renflement central lequel a souvent un aspect double.

La séparation des chromosomes fils n'est pas rigoureusement simultanée. La rupture qui se produit dans le plan équatorial, libère deux éléments symétriques du type représenté en *b*. Chez *Bulinus*, on distingue le plus souvent dès l'anaphase une scission longitudinale qui s'accentue en même temps que se raccourcissent les segments chromatiques. Les chromosomes télophasiques sont déjà dédoublés (*c*). Mais pendant le tassement polaire, ils forment par paires de petits blocs dont les constituants sont peu distincts. Cette division précoce se produit aussi chez *Helix pomatia* (Perrot 1937). Chez *Limnæa*, elle est moins nette et n'est pas toujours visible avant la télophase. Dans tous les cas, dès l'intercinèse (*d*), la scission est accomplie et les chromosomes restent individualisés et groupés par paires de petits éléments, sous une forme très voisine de celle qu'ils présentent sur le deuxième fuseau de maturation (*e*).

Linville (1900) et Lams (1910), sans pouvoir remonter jusqu'à l'origine préméiotique des bivalents, qui disparaissent pendant toute la phase d'accroissement de l'ovocyte, se sont efforcés de distinguer la nature équationnelle ou réductionnelle des divisions de maturation. Je me bornerai à faire remarquer que les chromosomes de la première cinèse ont l'aspect caractéristique des divisions hétérotypiques reconnues chez d'autres animaux et citées comme exemple dans l'importante revue de Grégoire (1905, 1910) sur les cinèses maturatives dans les deux Règnes, ou dans les traités plus récents de Wilson (1925), Belar (1928) et Darlington (1937).

Les figures achromatiques ont été étudiées avec un soin particulier chez *Physa fontinalis*. Kostanecki et Wierzejski (1896) ont observé deux centrioles au pôle interne du premier fuseau de maturation dès l'anaphase. Le deuxième fuseau apparaît entre ces deux centrioles qui s'écartent sitôt après l'expulsion du premier globule polaire. Chez *Arion* (Lams 1910), l'ébauche du deuxième fuseau se forme à l'intérieur d'une volumineuse centrosphère qui subsiste

au pôle animal. Cette sphère entourée de rayons paraît être une figure caractéristique de l'intercinèse de certains Pulmonés. Elle existe chez *Limax maximus* et *Limnæa elodes* (Linville 1900), on la retrouve dans certaines figures de Crabb (1927, 1928). Chez *Limnæa palustris* par exemple (Pl. IV, fig. 22) j'ai trouvé une zone centroplasmique peu colorable, entourée d'une auréole rayonnante, au-dessus de laquelle sont disposés par paires les chromosomes intercinétiques. Chez *Bulinus*, au même stade, je n'ai pas observé cette volumineuse centrosphère. Après l'émission du premier globule polaire, les irradiations achromatiques persistant au pôle animal, convergent vers le centre constitué par les chromosomes (Pl. III, fig. 4). Lorsque les deux centrioles ne sont point mis en évidence, cette figure achromatique, accompagnée de chromosomes précocement divisés, présente quelque analogie avec les divisions monocentriques rencontrées dans certains cas de parthénogenèse artificielle. Mais l'apparition ultérieure du deuxième fuseau normalement dicentrique, bientôt suivie de l'achèvement de la maturation, montre nettement qu'il n'en est rien. Le deuxième fuseau subit une rotation (Pl. IV, fig. 23) qui le place comme le premier dans l'axe des pôles.

Depuis les premières observations de Mark (1881) et de Byrnes (1899) sur *Limax*, quelques auteurs ont signalé dans les œufs à segmentation spirale de diverses espèces l'existence d'une incurvation régulière des fibres achromatiques autour du centrosome, dessinant un « aster spiral ». Weigmann (1928) est arrivé à des conclusions négatives en cherchant un rapport entre le sens de torsion de ces figures assez rares et la rotation dexiotropique ou lævotropique des premiers micromères chez *Limnæa stagnalis* et *Physa fontinalis*, qu'il a comparées à ce point de vue. Je n'ai point trouvé dans mes préparations d'exemple de ces formations spirales, reconnaissables seulement dans les coupes perpendiculaires à l'axe des pôles et n'ai pu faire une comparaison entre *Bulinus* (senestre) et *Limnæa* (dextre). Elles sont sans doute dues au mouvement de rotation qui anime les globules polaires au moment de leur émission, comme l'a montré l'enregistrement cinématographique (Comandon et de Fontbrune 1935) et n'ont rien à voir, je pense, avec le sens de la segmentation spirale.

Je n'ai pas observé de cas de division du premier globule polaire dans lequel ne se reforme aucune figure achromatique. La disposi-

tion circulaire des chromosomes, de formes irrégulières, paraît générale ; Crabb (1927) l'a bien représentée. Il ne se reconstitue pas de noyau quiescent. Chez *Physa fontinalis* le premier globule polaire est quelquefois subdivisé par un étranglement (Kostanecki et Wierzejski 1896). La division se produit chez *Helix pomatia* (Perrot 1937) et a lieu régulièrement chez *Arion* (Lams 1910). La technique de dégangage de l'ovocyte que j'ai utilisée, entraîne parfois la disparition prématurée des globules polaires. Le plus souvent cependant, ils se dégagent et restent reliés à l'œuf. Comme Bloch (1938), je n'ai pas pu reconnaître dans les stades précoces la présence d'une membrane entourant à la fois le vitellus et les globules. Elle est si étroitement appliquée contre l'œuf insegmenté chez *Physa*, que Wierzejski (1905) ne la distingue pas sans l'emploi de réactifs. Elle devient visible avec la segmentation chez *Physa* et *Limnæa stagnalis* et l'embryon s'en échappe au moment de la gastrulation. Comandon et de Fontbrune (1935) ont pu filmer cette exuviation qui entraîne le rejet des globules polaires à un stade de l'embryogénèse plus avancé que ceux que j'ai étudiés.

B. — *Evolution du pronucleus mâle.*

La présence du spermatozoïde est facilement décelable dans les œufs pondus où il a déjà subi, en général, un début d'évolution. La pénétration d'une bonne partie au moins de la queue dans le cytoplasme ovulaire est générale chez les Basommatophores ; Kostanecki et Wierzejski (1896) et Linville (1900) donnent des figures, devenues classiques, représentant le flagelle qui décrit de nombreuses boucles dans l'ovoplasme où il paraît entièrement inclus. J'ai également trouvé, dans les œufs pondus par des Limnés vierges, le spermatozoïde accompagné au début par des fragments de queue très nets et souvent assez profondément situés dans le cytoplasme. Ainsi dans un lot d'œufs de *Limnæa stagnalis* vierge, fixés pendant l'émission de la ponte, j'ai régulièrement trouvé dans chaque œuf, un spermatozoïde avec une tête en forme de disque aplati, intensément colorable (Pl. IV, fig. 25). Elle est à peine distante de l'extrémité de la queue dont la gaine cytoplasmique est très nettement gonflée et dont le filament axial rectiligne est bien apparent.

Un stade antérieur au précédent est donné par un autre lot d'œufs prêts à être pondus, que j'ai prélevé dans l'utérus d'une

Limnæa stagnalis « sauvage » sacrifiée. Dans cette série, chaque œuf contient un spermatozoïde dont la tête gonflée est encore en connexion avec la queue (Pl. IV, fig. 24). La tête est toujours à la périphérie de l'ovocyte, suivie de la queue d'abord rectiligne, puis décrivant des boucles étroites comme en forment, en s'enroulant sur eux-mêmes par leurs mouvements actifs, les spermatozoïdes examinés sur le vivant. En projetant les fragments contenus dans les coupes successives sur la section méridienne d'un ovocyte j'ai pu reconstituer, par une superposition méticuleuse des coupes sériées, le tracé représenté dans la figure ci-contre (l'absence accidentelle d'une coupe m'a empêché d'établir le raccordement absolument complet). Chez *Bulinus* j'ai toujours trouvé, dans les œufs pondus, des fragments répartis uniquement dans la zone corticale de l'ovocyte où ils décrivent de grandes courbes. J'en ai donné deux exemples (fig. 3) obtenus par le même procédé de reconstitution (le trajet relevé dans un des hémisphères est représenté en trait plein, dont les interruptions délimitent les fragments rencontrés dans chaque coupe ; le trajet dans l'autre hémisphère est figuré en pointillé). Ces schémas ne permettent pas de mesurer directement la longueur de la queue entraînée à la suite de la tête, car la projection est faite suivant des incidences variables.

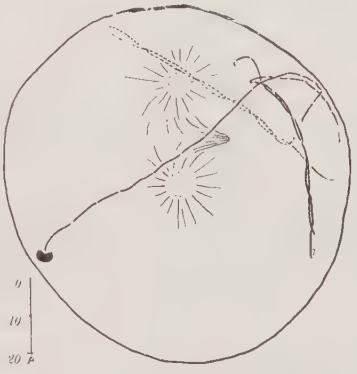


Fig. 2. — Spermatozoïde dans un ovocyte de *Limnæa stagnalis*, prélevé dans l'utérus avant la ponte. [× 500].

Linville (1900) pensait que le cheminement du spermatozoïde pouvait être indiqué par le tracé de la queue. Cette pénétration est-elle due aux mouvements actifs de l'élément fécondant ? J'ai toujours trouvé la tête au voisinage de la périphérie et je pense qu'elle y est repoussée, ainsi que la queue devenue inerte, par les mouvements cytoplasmiques dont l'ovocyte est le siège. La désintégration est rapide car dès la fin de la première cinèse, chez *Limnæa*, les fragments sont rares et dispersés en quelques points de la zone corticale. La différence est déjà très sensible entre les lots d'œufs dont j'ai déjà parlé, fixés avant et pendant la ponte.

Chez les Stylommatophores, Garnault (1888-89), Linville (1900), Platner (1886), Lams (1910) ont constaté la pénétration de la queue du spermatozoïde dans les œufs de quelques *Helicidæ*, *Limacidæ* et *Arionidæ*. Les figures de Lams sur *Arion empiricorum* sont particulièrement suggestives. Par contre, dans les ovocytes fécondés d'une forme voisine *Philomycus*, Ikeda (1929, 1937) ne trouve que la tête et un centriole. Chez *Helix pomatia* l'ovocyte est activé par un spermatozoïde typiquement caudé, mais la queue ne pénètre pas toujours (Perrot, 1937). Dans tous les cas, les auteurs s'accordent pour signaler la dégénérescence des fragments

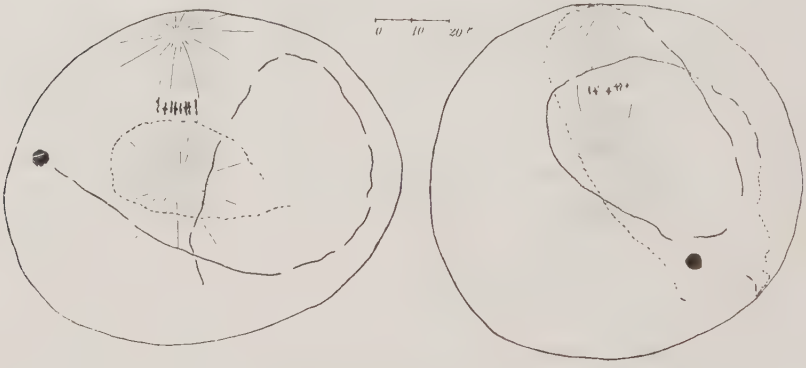


Fig. 3. — Spermatozoïdes dans des ovocytes de *Bulinus contortus*, fixés après la ponte. [× 500].

caudaux avant la segmentation. Il ne peut être question de leur attribuer un rôle dans la détermination embryologique, comme la persistance d'un reliquat de queue dans l'un des blastomères l'avait fait supposer pour certains Mammifères.

D'après mes observations sur les œufs de *Limnæa stagnalis* isolées et « sauvages », la tête du spermatozoïde se transforme rapidement en un disque aplati qui laisse apercevoir une petite invagination à la partie postérieure (Pl. IV, fig. 25) ; chez *Limnæa palustris* et *auricularia* elle devient ovoïde, ou piriforme. La formation de l'aster spermatique n'est pas très précoce ; il apparaît vers la fin de la première cinèse, ou plus tard, de façon irrégulière, à la base de la tête (Pl. IV, fig. 27) et émigre vers le centre de l'œuf (Pl. IV, fig. 22) tandis que le pronucleus mâle subit vraisemblablement une rotation qui oriente la base de la tête spermatique dans la même direc-

tion. Kostanecki et Wierzejski (1896) et Linville (1900) remarquent la même migration de cette figure achromatique qui grandit et devient souvent dicentrique. J'ai quelquefois observé cette nature double chez *Limnæa* mais très rarement chez *Bulinus*. Lams (1910) ne trouve jamais, dans le cytoplasme des œufs d'*Arion*, un spermocentre indépendant ou attenant au pronucleus mâle pendant que celui-ci se déplace et Byrnes (1899) le rencontre exceptionnellement chez *Limax agrestis*. Ces auteurs ne mettent point en doute le rôle du centrosome spermatique dans la fécondation, mais pensent qu'avant d'être entouré d'irradiations cytoplasmiques il peut passer inaperçu, à l'état de simple granule, au milieu du vitellus.

La description de Crabb (1927) est assez confuse. Il signale d'abord (p. 84), avant et pendant la prophase de la première division de maturation et la formation du premier fuseau ou « archi-amphiaster », la formation d'un « sperm archiaster » dont les grandes irradiations s'étendent dans l'ovocyte. Puis cette figure diminuerait et donnerait naissance à un « amphiaster » pendant la maturation. Un peu plus loin (p. 85) Crabb dit : « A typical sperm aster has not been visible in virgin eggs until the first polar globule has been extruded ; however, vesiculated sperm heads occur in younger eggs ». Aucune de ses figures ne correspond au stade que j'ai représenté du gonflement de la tête spermatique en connexion avec la queue et je n'ai jamais rencontré de pronucleus mâle précocement formé, avec l'aspect de vésicule irrégulière entourée d'irradiations, comme en montrent ses figures. Nos observations divergent encore à propos de la polyspermie.

Crabb signale une intense polyspermie et ses figures indiquent la présence simultanée de plusieurs têtes de spermatozoïdes, accompagnées ou non de leur flagelle et d'asters surnuméraires formant souvent des fuseaux complexes à l'intérieur du cytoplasme ovulaire. Il est vrai qu'il s'agit dans certains cas d'ovocytes artificiellement libérés de leur follicule par centrifugation de l'animal vivant et qui présentent des altérations très nettes. On peut se demander jusqu'à quel point il s'agit de phénomènes normaux de fécondation dans les stades précoces qu'il décrit avant la ponte. Il me paraît étonnant que, dans les espèces que j'ai étudiées, toute trace d'éléments mâles surnuméraires ait disparu de l'ovocyte au moment de la ponte, alors que les fragments flagellaires inertes du spermatozoïde fécon-

dant persistent le plus souvent pendant le premier cycle cinétique. Chez *Limnæa*, comme chez *Bulinus*, c'est en effet d'une façon tout à fait exceptionnelle que j'ai rencontré plus d'un élément mâle dans un même ovocyte pondu. Byrnes (1899) n'a guère observé de polyspermie chez *Limax agrestis*, que dans les cas de polyvitellinie, lorsque plusieurs œufs abortifs se trouvaient anormalement réunis dans une même coque. Chez *Arion*, d'après Lams (1910), un seul spermatozoïde franchit le follicule et pénètre dans l'ovocyte. Kostanecki et Wierzesjki (1896), Linville (1900) considèrent la monospermie comme régulière chez les Basommatophores ; elle serait aussi le cas le plus fréquent chez *Helix pomatia* d'après Perrot (1937) bien que cet auteur ait observé quelquefois la pénétration de plusieurs spermatozoïdes. Dans tous les cas un seul pronucleus mâle subsiste, même dans les œufs « normalement » polyspermiques de *Limnæa stagnalis appressa*.

La tête spermatique, d'après mes observations, après être restée un certain temps à l'état quiescent à la périphérie du vitellus, traverse une phase où elle est faiblement colorable et se transforme en un noyau vésiculeux d'une façon analogue à celle que décrit Lams (1910) chez *Arion* ; puis elle émigre vers le pôle animal où se produira la réunion des pronuclei. L'évolution de ces noyaux est alors parfaitement parallèle. Les figures 28 à 32 (Pl. IV), montrant le rapprochement des deux pronuclei dans des œufs autofécondés des trois espèces de Limnés que j'ai étudiées, sont de nouveau comparables à celles de Crabb (1927, Pl. IV).

C. — *Amphimixie.*

Après l'émission du deuxième globule polaire les pronuclei subissent simultanément les tranformations qu'indique la série des figures 30 à 32 (Pl. IV), pour *Limnæa auricularia*. Les caryomères de chaque pronucleus se résolvent en une grosse vésicule à contour régulier, contenant des caryosomes de moins en moins colorables. Le gros amas nucléaire, constitué au pôle animal, n'a pas manqué de frapper les auteurs qui ont étudié la fécondation chez les Pulmonés. D'une façon générale, les pronuclei restent distincts, sans se fusionner en un noyau de segmentation unique (Mark 1881, Garnault 1888-1889, Kostanecki et Wierzejski 1896, Byrnes 1899, Lams 1910, 1936, Perrot 1937). Cependant Linville (1900, fig. 6)

signale un cas exceptionnel de fusion et Crabb (1927, 1928) considère la formation d'un noyau de segmentation comme l'aboutissement normal de l'autofécondation. Chez *Bulinus* et *Limnæa*, je n'ai constaté qu'un simple rapprochement des noyaux dont les membranes, en contact plus ou moins étroit, sont encore distinctes au moment de la formation du premier fuseau de segmentation.

Chez *Helix pomatia* (Perrot 1937), les pronuclei ont l'aspect de vésicules contenant de fins filaments chromatiques et un spirème se forme à la prophase. Ici, les chromosomes s'organisent entre les caryosomes décolorés et sont libérés par la rupture des membranes sous forme de filaments flexueux.

Le premier fuseau de segmentation émigre vers le plan équatorial de l'œuf. Pendant ce déplacement, qui est amorcé par les deux asters apparus dans le voisinage des pronuclei, les fibres centrales du fuseau sont incurvées vers le pôle animal où les noyaux se désintègrent. Cet aspect dissymétrique est transitoire.

La première division de segmentation aboutit à la séparation de deux blastomères égaux, reliés par un reste fusorial.

Anomalies

Parmi les nombreux œufs d'aspect extérieur normal que j'ai examinés, j'ai trouvé incidemment quelques anomalies.

Dans différentes pontes de *Bulinus contortus*, fixées à la métaphase de la deuxième cinèse de maturation, j'ai rencontré, à côté d'œufs normaux, quelques œufs présentant une figure mitosique nettement tripolaire. Ainsi, dans l'œuf représenté dans la figure 34 (Pl. IV), bien que les centrioles ne soient point mis en évidence, les irradiations convergent vers deux centres distincts au pôle profond du fuseau. Les fibres sont réparties entre ces deux centres, cependant la plaque équatoriale forme un seul ensemble. Dans les figures tripolaires les deux centres internes sont rarement aussi régulièrement disposés que dans la préparation que j'ai représentée ; l'un d'eux est en général plus ou moins écarté de l'axe principal du fuseau et a moins d'importance que l'autre. Souvent l'un des centres est plus profondément situé que l'autre dans le vitellus et quelques stries, analogues à un fuseau secondaire, se dessinent entre eux (Pl. IV, fig. 33).

La plupart des anomalies des figures achromatiques sont attribuées à la présence d'asters supplémentaires provenant de la polyspermie et Crabb (1927) admet cette explication. On sait aussi que l'apparition de cytasters peut être provoquée par différents traitements artificiels. Ces interprétations sont à écarter ici. D'autre part, Kostanecki (1902) a trouvé dans les œufs de *Cerebratulus marginatus*, dont la maturation, d'après ses figures, est tout à fait comparable à celle des Pulmonés, des mitoses polycentriques anormales qu'il attribue à une fragmentation du centrosome ovulaire. Je me demande si les formations, d'ailleurs exceptionnelles, que j'ai observées ne sont pas dues à

un rapprochement fortuit de l'aster mâle et du centrosome ovulaire du deuxième fuseau, comme le suggère la figure 33 (Pl. IV). En effet, au début du deuxième cycle cinétique, le spermaster est formé et sa migration vers le centre de l'œuf est plus ou moins avancée. Dans ces œufs anormaux, le pronucleus mâle ne paraît associé à aucun aster autonome, tandis que l'aster supplémentaire est, dans la plupart des cas, nettement placé entre le pronucleus mâle et la figure mitosique. J'ignore le sort ultérieur de ces divisions.

Au milieu d'œufs normaux de *Limnæa stagnalis* il m'est arrivé de rencontrer quelques œufs présentant un fuseau sans chromosomes visibles. Dans une ponte de *Bulinus contortus* comprenant plusieurs œufs déjà segmentés, se trouvaient trois autres germes plus volumineux, non segmentés, contenant quelques blocs sidérophiles épars et pas de noyau. Je n'ai pu constater s'ils étaient fécondés. Ils doivent correspondre aux œufs abortifs que l'on observe parfois au milieu des embryons normaux dans les pontes d'individus vierges ou croisés.

III. — Conclusions : preuves cytologiques et génétiques de l'autofécondation.

L'étude cytologique des œufs de Limnées et de Bulins, pondus par des individus vierges, montre que l'achèvement de la maturation ovulaire et l'émission des deux globules polaires s'effectuent suivant un processus parfaitement régulier. Les phases successives correspondent à celles qu'on observe dans les œufs des mêmes espèces, pondus après accouplement, et s'accordent dans les grandes lignes avec les descriptions relatives à d'autres espèces de Pulmonés.

Il n'intervient aucun phénomène de maturation anormale ou de régulation chromosomique, remplaçant l'apport de la chromatine paternelle provenant du spermatozoïde. Celui-ci est en effet toujours présent et très généralement unique dans chaque œuf. Il évolue, comme dans les œufs provenant de fécondation croisée, et forme un pronucleus mâle dont les chromosomes se confondent avec les chromosomes ovulaires à la prophase de la première cinèse de segmentation. Il ne se constitue pas de noyau de segmentation unique. Il est très vraisemblable que l'autofécondation se produit avec les mêmes caractéristiques chez les autres espèces dont on a observé la fécondité en isolement.

D'autres considérations, d'ordre génétique, prouvent qu'il ne s'agit pas d'une simple concordance entre les aspects morpholo-

giques observés dans les œufs pondus par les individus vierges et par les individus fécondés, mais que l'évolution du gamète mâle autochtone aboutit à une participation complète.

A la suite des croisements entre Bulins tachetés et non tachetés, les hybrides F_1, isolés, se reproduisent facilement sans qu'il soit nécessaire de les croiser entre eux. Dans la descendance autogame F_2 ainsi obtenue, comme je l'ai montré dans une note préliminaire (1937 *c*), les deux types pigmentaires parentaux apparaissent suivant les proportions de ségrégation mendélienne : 3 tachetés pour 1 non tacheté (1). Si les spermatozoïdes ne jouaient qu'un rôle d'activation, on obtiendrait 50 o/o de chaque type, conformément à la répartition des gènes ségrégés entre les ovules. Le libre jeu des combinaisons de fécondation et la participation génétique des deux catégories de spermatozoïdes peut seule expliquer, par suite de la dominance du caractère tacheté, les proportions 3/1 observées.

Le même raisonnement a été formulé par Ikeda (1937) à propos de *Philomycus bilineatus* ; la ségrégation dans la descendance autogame des hybrides F_1 (Pigmenté $\times$ albinos) confirme l'étude cytologique de l'autofécondation. Dans leurs recherches approfondies sur la sinistrorsité de *Limnæa peregra*, Boycott et Diver (1930) ne donnent pas de détails numériques sur le point particulier qui nous occupe, mais indiquent que les jeunes pigmentés et albinos apparaissent suivant les proportions 3/1 dans la descendance des hybrides de première génération, qui pour la plupart, suivant la technique d'élevage employée, s'étaient reproduits en isolement. Crabb (1927) a cherché des mutations susceptibles de permettre l'analyse génétique de la fécondation, mais n'a trouvé que des anomalies somatiques, non héréditaires.

Les données génétiques peuvent-elles jeter quelque lumière sur l'origine des « faux hybrides unilatéraux », problème qui se rattache, comme nous l'avons vu, à celui de l'autofécondation ?

Dans certains des croisements interspécifiques réalisés par

(1) Les résultats numériques détaillés sont exposés plus loin au chapitre de génétique (voir page 146).

Lang (1), il s'est trouvé qu'un des parents, sous un phénotype dominant, était hétérozygote pour certains caractères et sa descendance, purement matrocline après fécondation hétérospécifique, montrait la ségrégation de ces caractères.

A cause de cette disjonction, Lang (1911) repoussa l'hypothèse de la parthénogenèse qui était tenue pour incompatible avec la réduction chromatique (2) et admit d'abord celle de la pseudogamie, comme je l'ai dit. Dans le cas de fécondation pseudogamique, les jeunes des deux types devraient apparaître en proportions égales ; bien que les données numériques soient très faibles, il semble bien, au moins dans le cas des caractères présence-absence de bandes, qu'elles se rapprochent plutôt des proportions 3/1. Cet argument en faveur de l'autofécondation, que Lang n'a pas formulé, s'ajoute aux observations de Baltzer (1913) sur la constitution chromosomique diploïde de type maternel pur présentée par les faux hybrides qu'il a étudiés (3).

Les expériences d'hybridation de Pelseneer (1919, 1920) ne permettent pas de semblables déductions. Bœttger (1935) n'a pu vérifier la présence d'un unique globule polaire, point fondamental dont j'ai discuté la valeur dans les chapitres précédents.

Quelle que soit l'explication de ces cas particuliers ; les arguments cytologiques et génétiques, fournis par l'étude de quelques espèces, permettent maintenant de conclure que, dans tous les cas où la fécondité d'un Pulmoné privé d'accouplement a été constatée, celle-ci s'explique uniformément, malgré ses modalités variées, par un processus d'autofécondation.

(1) Voici les données que l'on peut extraire du mémoire de Lang (1911, p. 130-131).

Expériences	Parent	Descendance dominants	Descendance récessifs
A	♀ *Cepæa nemoralis* sans bandes . ⟶	6 sans bandes	+ 1 avec bandes
A	♀ *C. nemoralis* sans bandes . . ⟶	« ziemlich viele » sans bandes	+ 2 avec bandes
B	♀ *C. hortensis* sans bandes . . ⟶	8 sans bandes	+ 5 avec bandes
F	♀ *C. hortensis* test rose . . . . ⟶	3 roses	+ 4 jaunes

(2) Cet argument ne peut être considéré comme décisif aujourd'hui, cf. Vandel (1931, p. 242).

(3) Les recherches annoncées par J.-L. et M. Perrot (1938) expliqueront sans doute l'origine des faux hybrides des *Cepæa*.

CHAPITRE IV

AUTOFÉCONDATION ET FÉCONDATION CROISÉE

I. — Capacité d'autofécondation de différentes espèces de Pulmonés.

Au début de ce travail j'ai donné une liste des cas de fécondité observés expérimentalement chez des Pulmonés séquestrés avant toute fécondation. Comme on vient de le voir, ce phénomène qui intéresse un bon nombre d'espèces, doit bien être considéré comme une manifestation d'hermaphrodisme suffisant. Le développement normal des œufs, pondus par des individus vierges, s'explique par l'autofécondation, c'est-à-dire essentiellement par l'insémination des ovocytes par les spermatozoïdes provenant de la même glande hermaphrodite. Cependant la faculté d'autofécondation n'est pas également développée dans tous les cas où elle est actuellement connue.

Dans certaines espèces, la reproduction des individus isolés est aussi active que celle des individus élevés par couples et de nombreuses générations peuvent être obtenues dans une stricte endogamie. Dans d'autres, au contraire, les sujets isolés se montrent peu féconds ou stériles. La fécondité des sujets en expérience est d'ailleurs très variable suivant les conditions d'élevage de sorte que des résultats négatifs, c'est-à-dire la stérilité des individus isolés, n'ont de valeur significative que si des animaux de même origine, élevés dans les mêmes conditions mais croisés, ont présenté une fécondité normale. A ce point de vue j'ai entrepris quelques séries d'expériences avec des Basommatophores dont j'exposerai ici les résultats en les comparant aux données acquises par d'autres auteurs.

Limnæidés

Oken (1817) a vraisemblablement signalé le premier un cas d'autofécondation chez un Pulmoné, celui d'une *Limnæa auricularia* isolée dès son éclosion, qui produisit, un an plus tard, de nombreux jeunes sans voir été fécondée. Comme l'indique la liste que j'ai précédemment donnée (voir p. 24), cette faculté a été maintes fois constatée depuis, chez de nombreuses espèces de *Limnæidæ* dont je ne reprendrai pas l'énumération.

Il est surtout intéressant de constater avec quelle régularité se produit la ponte dans un lot homogène d'individus isolés de façon précoce et conservés dans des conditions aussi comparables que possible.

Pour cela, j'ai établi une série avec de jeunes *Limnæa stagnalis* élevées, pendant toute la durée de l'expérience, dans des conditions uniformes et j'ai noté la date et le nombre d'œufs des pontes successives. Ces résultats sont exposés dans le tableau suivant dont voici le commentaire :

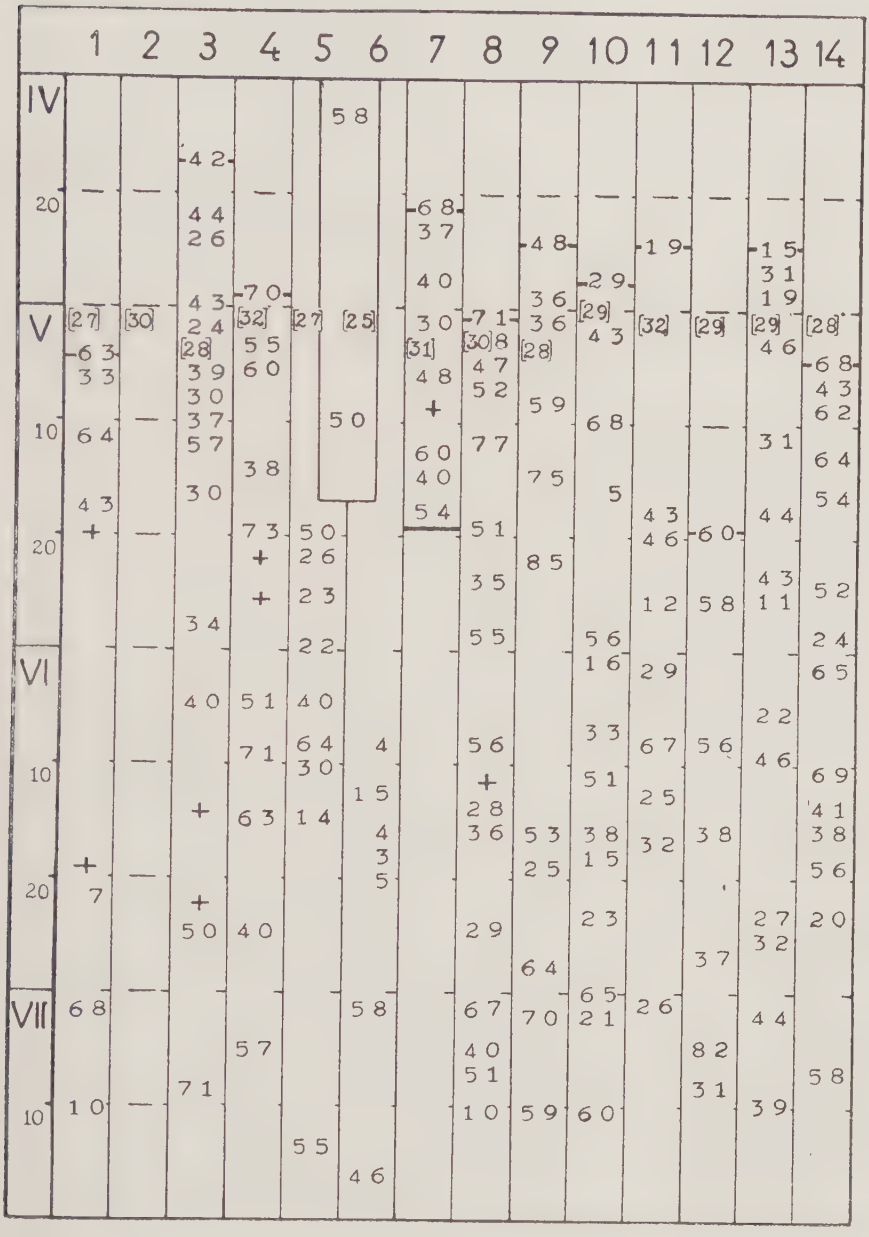
Expériences sur Limnæa stagnalis L. (Tableau I).

Dans les colonnes verticales, correspondant à chaque individu, les pontes sont désignées par les nombres d'œufs placés en regard de la date du dépôt, indiquée par l'échelle des ordonnées. Les chiffres entre crochets indiquent en millimètres la taille des sujets.

Les jeunes, éclos le 25 octobre 1935, d'une seule ponte de *Limnæa stagnalis* récoltée dans les bassins du Laboratoire, furent élevés ensemble jusqu'au 10 décembre. A cette date, 14 sujets, mesurant 10 à 12 millimètres de hauteur de coquille, furent isolés, chacun dans un bocal de 250 centimètres cubes (en compagnie d'une jeune *Physa acuta*, voir plus loin). Au début d'avril les Limnées dépassaient 25 millimètres. Elles commencèrent à pondre à l'âge de 6 mois environ.

Avant qu'aucune des Limnées isolées n'ait commencé de pondre, les nos *5* et *6* avaient été réunies. De fin mars au 17 mai leur accouplement fut observé à plusieurs reprises. Pendant cette période, deux pontes seulement ont été relevées dans leur bocal commun, tandis que les Limnées isolées pondaient abondamment, sauf une demeurée stérile (no *2*). Cette Limnée s'était parfaitement développée et mesurait 34 millimètres le 19 juillet, lorsqu'elle fut sacrifiée. Elle possédait une glande hermaphrodite normale, contenant de nombreux ovocytes. La partie proximale du canal hermaphrodite était énormément distendue et gonflée de sperme en amont d'un étranglement pathologique qui s'opposait sans doute à la descente des produits sexuels, car la partie inférieure du canal hermaphrodite était vide.

TABLEAU I. — *Limnæa stagnalis.*



En moyenne les pontes relevées dans mes élevages contiennent un peu moins d'œufs que celles que l'on trouve dans la nature. Ainsi 13 pontes de *L. stagnalis* récoltées en juin, au hasard, sous les feuilles de *Nymphea* du bassin du Laboratoire, contenaient 836 œufs, soit un peu plus de 64 par ponte, chiffre qui est rarement dépassé dans mes élevages.

On peut remarquer pour chaque individu des alternatives d'activité, se traduisant par des pontes rapprochées, et de repos. Il me paraît impossible de distinguer ici, comme l'a fait Taki (1930) pour *Limnæa japonica*, une décroissance régulière, suivant une courbe logarithmique, du nombre des œufs contenus dans les pontes qui se succèdent pendant chacune des périodes de fécondité. Dans le cas de *Limnæa luteola*, Seshaiya (1927) observe simplement une alternance assez régulière de pontes abondantes et pauvres en œufs. A mon avis, la dimension des pontes peut être dûe à un fractionnement secondaire de la masse d'œufs correspondant à une même phase de maturité, en plusieurs lots, déposés à intervalles rapprochés, et d'importance variable suivant les conditions extérieures ou les dimensions du support.

Ces résultats, qui s'accordent avec les observations publiées à propos d'autres espèces et avec celles que j'ai pu faire sur un certain nombre d'exemplaires de *Limnæa auricularia*, *L. palustris* et *L. peregra* isolés indépendamment, montrent la régularité de la reproduction autogame chez les Limnées.

On remarque également que les deux individus *5* et *6* sont plutôt moins féconds que les autres malgré leurs copulations répétées. Il ne faut pas accorder trop d'importance cependant au fait qu'ils ont donné deux pontes seulement pendant qu'ils étaient réunis ; cela peut être dû à la présence de deux individus dans un seul récipient pendant cette période. Il est bien établi que le manque d'espace et la surpopulation sont des facteurs de moindre fécondité. C. et A. Winsor (1935) ont montré que la fécondité de *Limnæa columella* décroît avec la densité de la population et que les œufs produits par les isolés sont aussi nombreux que ceux qui proviennent d'individus accouplés. Dans leurs expériences comparatives, l'âge moyen de la première ponte est de 86,2 jours pour les couples et de 82,3 pour les isolés, mais les variations individuelles sont importantes. Sonehara (1932) a fait des constatations analogues pour *Limnæa japonica* et *L. pervia*. Par contre, Boycott et Diver (1930), qui ont obtenu la plus grande partie de leur énorme matériel par autofécondation, disent que les animaux élevés par paires pondent de façon plus précoce que les isolés, mais que ceux-ci ne tardent pas à se reproduire aussi activement.

Les œufs autofécondés présentent un pourcentage de développe-

ment très élevé et souvent plusieurs générations successives ont été obtenues. Ainsi, pour *Limnæa stagnalis*, Nourry (1898) et Popovici Baznosanu (1929) ont élevé trois générations et Holzfuss (1914) quatre. Pelseneer (1935) a obtenu facilement six générations de *L. peregra*, Boycott et Diver (1930) plus de dix sans accouplement dans certaines lignées. L'élevage le plus étendu qui ait été réalisé expérimentalement par endogamie chez les Pulmonés est certainement celui de *Limnæa columella* entrepris par Colton. Grâce à la rapidité du développement de cette espèce, qui atteint la maturité en 40 jours environ pendant l'été (30°) et en trois mois en automne (21°), Colton a pu élever depuis le 4 février 1911, 31 générations successives par autofécondation avant 1918, 47 avant 1922. La lignée atteignait 93 générations en 1934 (Colton et Pennypacker, 1934), sans que les auteurs aient constaté de diminution de vitalité.

Physidés

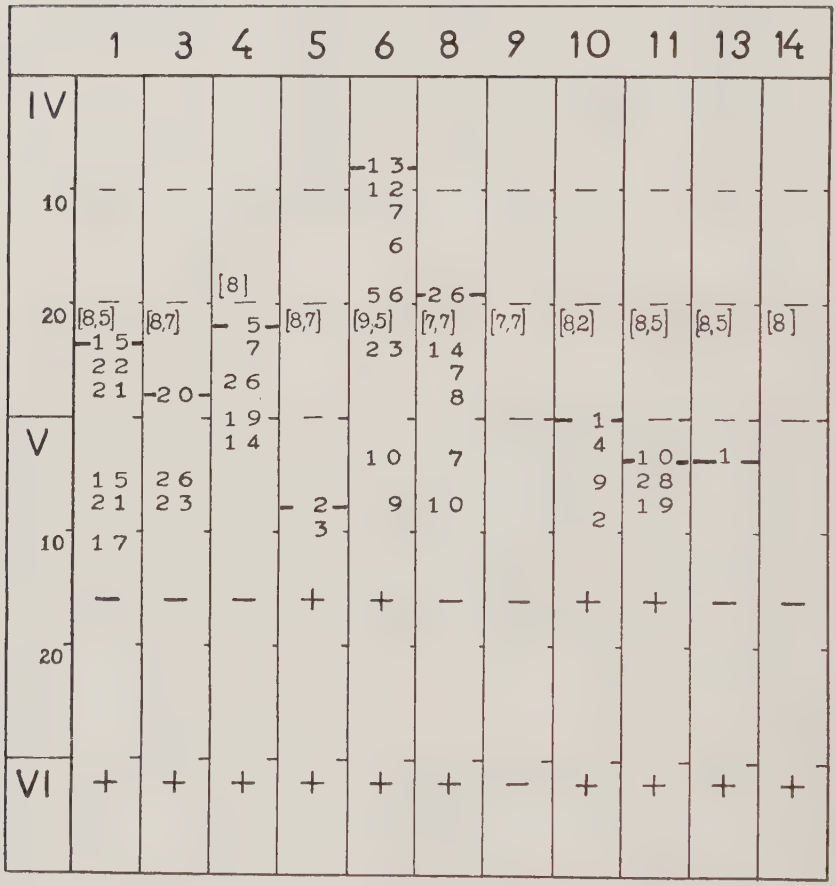
Dans le cas des Physes, je ne connais pas d'expérience de pareille envergure, mais les auteurs qui ont élevé en isolement les différentes espèces européennes ou américaines que j'ai citées dans la liste des Pulmonés doués d'hermaphrodisme suffisant, considèrent ces espèces comme aussi fécondes que les Limnées.

Je l'ai vérifié pour *Physa acuta* dans une série d'élevages entrepris sur le même plan que celles de *L. stagnalis*. Les résultats sont exposés dans le tableau suivant :

Expériences sur Physa acuta Drap. (Tableau II).

Quatorze jeunes, éclos le 30 octobre d'une seule ponte de *Physa acuta*, furent isolés à partir du 10 décembre, chacun dans un des bocaux de Limnées de la série précédente. Physes et Limnées ont été élevées ensemble jus-

Tableau II. — *Physa acuta.*



qu'au 14 avril ; à cette date, les Physes survivantes (les nos *2*, *7* et *12* étaient mortes sans s'être reproduites) ont été placées chacune dans un bocal particulier de 125 centimètres cubes et élevées toujours dans des conditions aussi comparables que possible.

Tous les sujets, sauf le numéro *9* dont le développement était retardataire, ont déposé des pontes fertiles avant le 1er juin. Je n'ai relevé en détail l'état

des pontes que jusqu'au 9 mai comme l'indique le tableau II établi suivant les mêmes principes que le précédent. Le 16 mai et le 2 juin je n'ai plus noté, en passant la revue des élevages, que l'absence (—) ou la présence (+) de nouvelles pontes dans les bocaux. Il faut remarquer que la Physe n° *6*, nettement plus précoce, s'était trouvée dans des conditions exceptionnelles, du 20 mars au 14 avril, du fait qu'elle occupait seule un bocal de 250 centimètres cubes (la Limnée correspondante ayant été transportée au n° *5* voir ci-dessus). Sa croissance plus rapide se traduisait par une nette prédominance de taille au moment où j'ai pris les mensurations de la série (21 avril).

Ancylidés

Ancylus fluviatilis figure sans commentaire dans la liste des espèces dont Colton (1918) a observé la fécondité sans accouplement préalable. C'est la seule mention de cette faculté qui ait été faite, à ma connaissance, chez un Ancylidé.

Planorbidés

Les documents relatifs aux *Planorbidæ* sont plus nombreux et leur comparaison révèle de grandes différences de fécondité entre les espèces qui ont été élevées en isolement.

Chadwick (1903) isola un *Planorbis vortex* adulte, dans un bocal approvisionné puis scellé, et observa après 16 mois de réclusion, pendant lesquels le Planorbe était souvent resté fixé à sec contre les parois du bocal, la ponte de quelques œufs et l'éclosion de 27 jeunes. Mais cette expérience ne démontre peut-être qu'une extraordinaire conservation du sperme étranger, reçu à la suite d'accouplements préalables, et non le pouvoir d'autofécondation de cette espèce comme le pense l'auteur.

Planorbis exacutis et *P. parvus* figurent dans l'énumération des espèces élevées par Colton (1918). Holzfuss (1914) signale simplement l'autofécondation chez *P. marginatus* et *P. corneus*. Pour cette dernière espèce Allen (1935) a récemment donné quelques détails sur la fécondité d'un individu de la variété albinos isolé en 1931 dès son éclosion. En 1932, ce Planorbe pondit 2 œufs qui n'arrivèrent pas à éclosion, en 1933, trois pontes qui donnèrent naissance à 5 jeunes et en 1934, trois nouvelles pontes en partie stériles. Une espèce de Planorbe, *P. trivolvis*, figure dans la liste des Pulmonés étudiés par Crabb (1927) et c'est la seule dont il n'ait point constaté la ponte en isolement.

Dans le but d'étendre mes observations personnelles aux Planorbes indigènes, je me suis adressé à *P. corneus* et *P. carinatus*.

J'ai obtenu la ponte, après plusieurs mois de réclusion, de deux individus isolés de la variété rose de *Pl. corneus* mais les jeunes, isolés à leur tour, périrent avant de s'être reproduits, tandis que prospéraient quelques exemplaires de la forme typique, élevés en vrac. Deux séries d'expérience sur *Pl. carinatus*, conçues suivant le même plan que les séries précédentes sur *Limnæa* et *Physa*, m'ont au contraire permis de faire des constatations intéressantes. Les résultats sont exposés dans les tableaux III et IV.

Expériences sur Planorbis carinatus Müll. *1re série* (Tableau III).

Dans cette série les jeunes n'ont pas été isolés de façon précoce; éclos le 20 janvier 1935 d'une seule ponte, ils ont été élevés ensemble jusqu'au 4 mai. A cette date, bien qu'aucun des sujets n'ait encore atteint un diamètre approchant de la moitié de celui des exemplaires carénés couramment rencontrés dans la nature, j'observais l'accouplement réciproque des deux plus développés. Sauf ces deux Planorbes, nos *4* et *5*, qui furent laissés ensemble jusqu'au 4 juin, chacun des autres fut isolé dans un bocal de 125 centimètres cubes et élevé dans des conditions comparables à 18-20°.

Les nos *4* et *5*, dont l'accouplement fut à nouveau observé plusieurs fois, déposèrent de nombreuses pontes et continuèrent, après leur séparation, à pondre avec une périodicité assez nette jusqu'à la fin de juillet.

Parmi les sujets isolés depuis le 4 mai, quelques-uns produisirent, à partir de la fin de juin (nos *6*, *8*, *11*) ou du début de juillet (no *10*), des pontes espacées et en général peu riches en œufs.

Les Planorbes *7* et *9*, étant demeurés stériles, furent réunis à deux reprises, le 15 et le 18 juillet, et l'accouplement réciproque, constaté chaque fois, fut suivi aussitôt de pontes abondantes pour les deux individus.

Ces sujets ont été conservés en isolement pendant l'été et les observations ont été reprises en septembre sur les survivants (les nos *8* et *9* étaient morts). Je me bornerai à les résumer sans en dresser un tableau :

Le no *4* pondit encore quelques œufs en janvier et en juillet 1936, sans nouvelle fécondation. Dans les mêmes conditions les nos *6* et *11* déposèrent au printemps quelques rares pontes contenant de 1 à 4 œufs chacune. Seul, le no *7*, fécondé à nouveau en janvier 1936 par le no *5* (qui resta stérile), a présenté jusqu'en juillet une fécondité régulière avec alternatives de ponte et de repos.

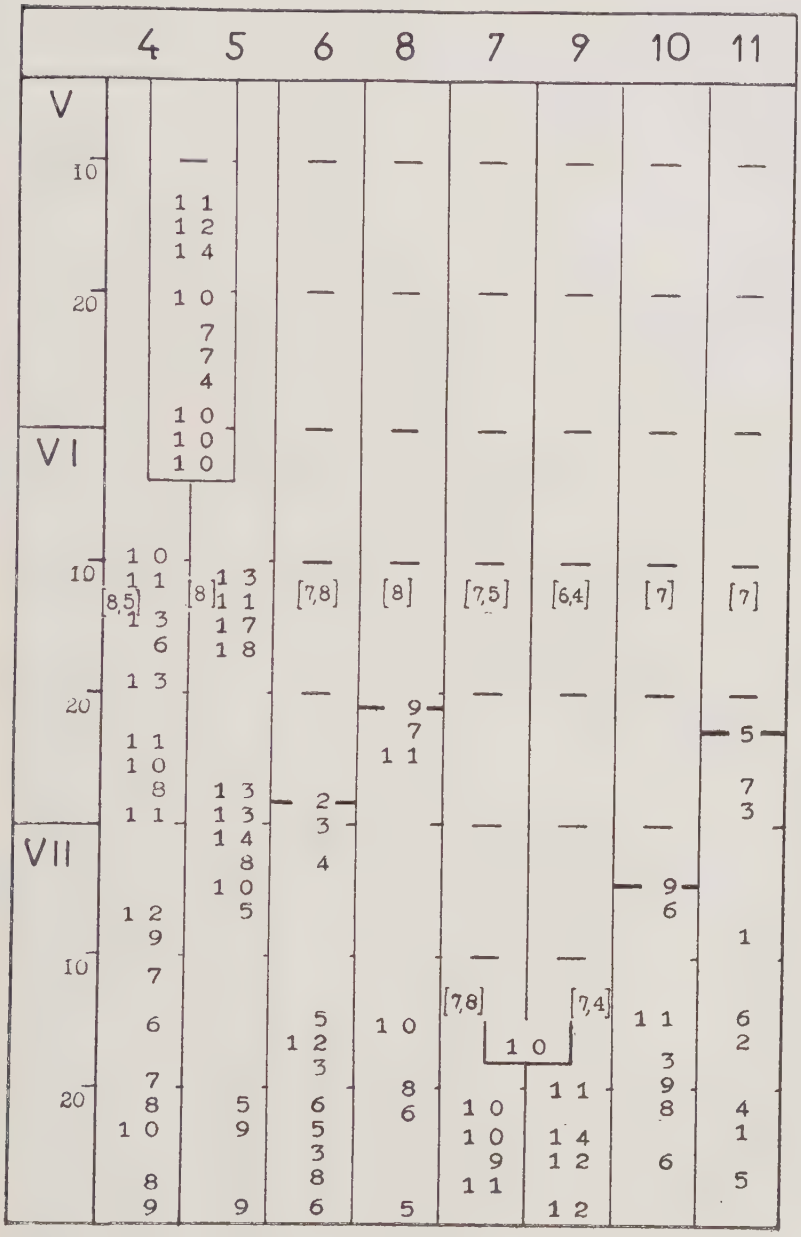
2e série (Tableau IV).

Dans cette deuxième série, les jeunes, descendant des sujets de l'expérience précédente ont été isolés de façon plus précoce :

Les nos *12* à *17* étaient éclos le 5 février 1936 d'une ponte du no *4*.

Les nos *18* à *24* étaient éclos le 7 février d'une ponte du no *7*.

TABLEAU III. — *Planorbis carinatus.*



Ces jeunes Planorbes ont été élevés à 20° dans un strict isolement, depuis le 7 mars pour le premier groupe et depuis le 23 mars pour le deuxième (dont la croissance était en moyenne un peu moins rapide), alors que leur taille était inférieure à 4 millimètres.

Le 1er mai 1936 aucun de ces Planorbes n'avait encore pondu. Leur taille est indiquée par les mensurations prises à cette date.

Les Planorbes *12* et *13* ont été réunis du 2 au 9 mai et du 20 au 27 mai. Les Planorbes *14* et *18* également, du 2 au 12 mai et du 20 au 27 mai. L'accouplement a été observé plusieurs fois dans chaque cas. Le relevé des pontes produites par ces 4 individus jusqu'au 13 juillet où ils furent sacrifiés, est indiqué dans le tableau IV. Il est à remarquer qu'aucun des autres sujets n'avait encore pondu à cette date bien que leur développement eut normalement progressé.

Le 14 et le 16 juillet j'ai réuni les nos *17* et *23* qui se sont aussitôt accouplés et ont commencé de pondre.

Dans cette deuxième série, aucun des Planorbes vierges n'avait pondu à la fin de l'expérience qui n'a été poursuivie, il est vrai, que jusqu'au 20 juillet 1935, c'est-à-dire pendant une durée notablement inférieure à la longévité de *Planorbis carinatus*.

Les Planorbes de la première série, ayant été isolés de façon tardive, leur virginité reste douteuse ; néanmoins l'influence de l'accouplement sur le déclanchement de la ponte est nette et ressort encore plus clairement des résultats de la deuxième série. Dans la mesure où l'on peut se fier à des résultats négatifs, l'autofécondation est donc restreinte ou absente chez *Planorbis carinatus*.

Il existe cependant d'autres espèces de Planorbes où la faculté d'autofécondation est au contraire très développée.

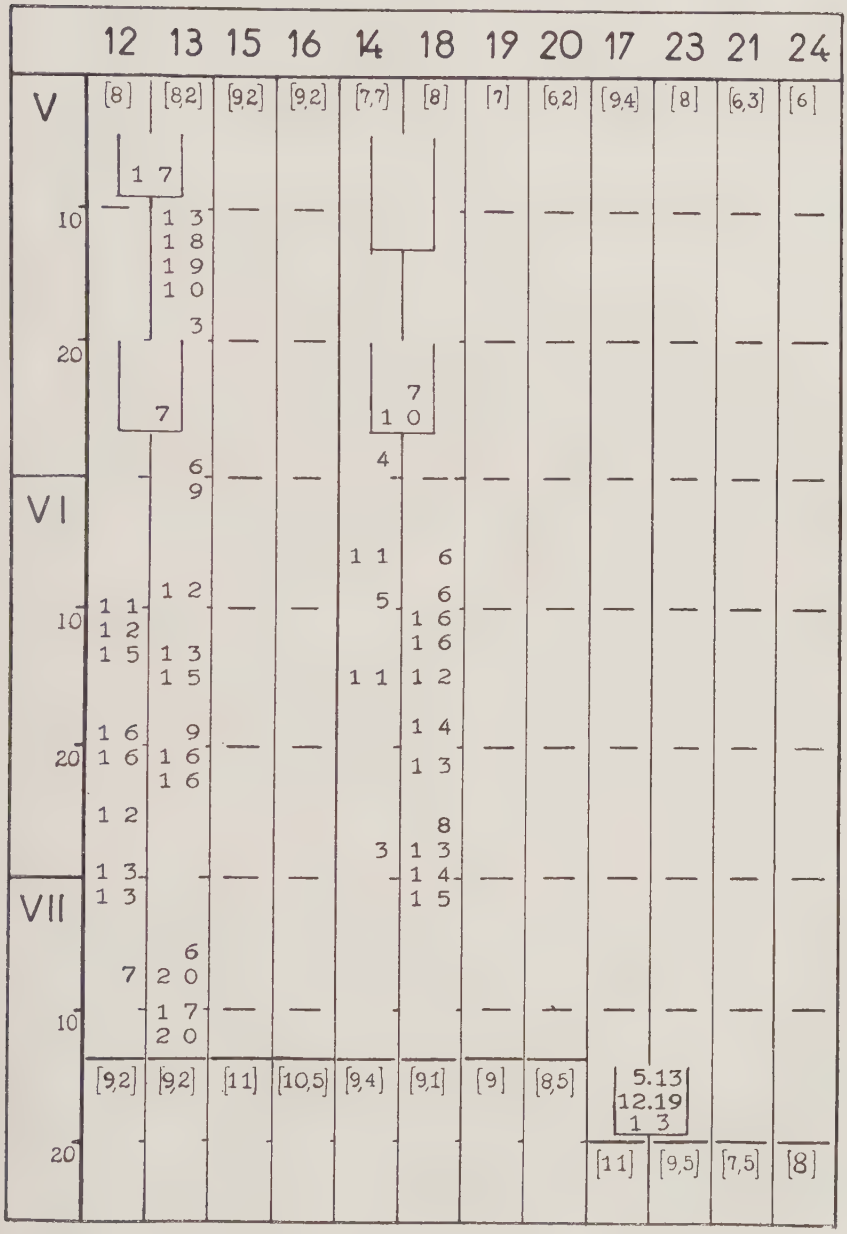
Ainsi, *Planorbis metidjensis*, de l'Afrique du Nord et de la Péninsule Ibérique (1), est susceptible, en isolement à 25°, de donner des œufs viables un mois après l'éclosion (Brumpt 1928). *Planorbis boissyi*, d'Egypte, dont j'ai pu élever quelques exemplaires, s'est aussi montré fécond, ainsi que *Indoplanorbis exustus*, de Ceylan, dont l'autofécondation a déjà été remarquée par Brumpt (1936). Ces exemples nous amènent au cas des *Bulinidæ* souvent réunis dans la même famille.

Bulinidés

L'élevage de *Bulinus contortus* a été réalisé au laboratoire par Perry (1922) et par Anderson (1923). Ce dernier a publié des données numériques détaillées qui indiquent une faible fécondité :

(1) Variété *dufouri* Graëlls (Germain et Neveu-Lemaire, 1926).

TABLEAU IV. — *Planorbis carinatus.*



grand nombre de « couples » stériles, pontes contenant peu d'œufs, développement irrégulier.

Quelques années après, en cherchant à élever des Bulins vierges, isolés dès leur éclosion, pour éprouver, d'après le critérium de l'accouplement fécond, la valeur spécifique des différents types décrits par les malacologistes, Brumpt (1928) a constaté la précocité de l'autofécondation chez ces Pulmonés. Dans un lot de 23 *Bulinus contortus* d'origine corse, élevés en étuve à 25°, tous les exemplaires sauf un, déposèrent leur première ponte du 21e au 26e jour après leur naissance.

Tableau V. — *Précocité et fécondité de quelques sujets isolés de* Bulinus contortus.

N°	Ponte du	Eclose le	Isolé le	Précocité			Fécondité		Température d'élevage
				Date de la 1re ponte	Age (jours)	Taille (m. m.)	Nombre d'œufs	Durée (jours)	
A	14-I	26-I	31-I	9-III	42	5,5	321	73	20°-22°
B	»	»	»	17-III	50	5,7	397	66	
C	16-I	30-I	»	9-III	38	5,2	180	31	
D	20-I	3-II	13-II	13 III	38	4,9	388	69	
E	»	»	»	8-III	33	5,7	372	74	
F	»	»	»	11-III	36	5,5	72	10	
G	»	»	»	»	36	5	330	56	
E42	22-I	1-II	5-II	2-III	29	5,6			25°
E43	»	»	»	6-III	33	6			
E94	25-I	4-II	»	5-III	29	5,8			

Dans le tableau V, j'ai groupé quelques données relatives à la fécondité de *Bulinus contortus*, extraites de protocoles d'élevages effectués à deux températures différentes : 20-22° et 25°, dans des bocaux individuels de 100 centimètres cubes. Les résultats sont du même ordre que ceux qu'a obtenus Brumpt. Les jeunes isolés commencent à pondre de petites masses, contenant 4 à 8 œufs seulement, à une taille sensiblement inférieure à celle qu'atteignent, avant de se reproduire, les jeunes élevés en commun dans les mêmes conditions. Ainsi, quand une dizaine d'individus sont réunis dans un bocal de 100 centimètres cubes, la ponte s'observe

rarement avant qu'ils aient atteint la taille de 7 ou 8 millimètres. Si les conditions sont homogènes, la ponte continue pendant plusieurs mois et les masses peuvent contenir jusqu'à 15 ou 20 œufs.

On peut obtenir, sans diminution de la vitalité, de nombreuses générations autogames. Dans mes élevages pédigrés, sans chercher à établir de record, j'ai élevé plus de dix générations successives à raison de trois ou quatre par an, à partir de certaines souches.

Au cours de mes expériences de croisements, j'ai remarqué (voir p. 155) que souvent les individus euphalliques, réunis par couples, se reproduisaient par autofécondation avant d'avoir copulé, de sorte que, chez cette espèce, on ne peut attribuer à l'accouplement aucune influence sur le déclenchement de la ponte.

Les races aphalliques que j'ai découvertes doivent se reproduire uniquement par autofécondation et cette faculté paraît tout aussi développée chez les individus provenant de souches euphalliques.

J'ai également pu constater que *Pyrgophysa forskali* est susceptible de se reproduire par autofécondation comme *Bulinus*.

Je n'ai pas effectué de recherches personnelles sur les *Stylommatophores* mais il n'est pas sans intérêt de passer en revue rapidement les observations relatives à ce groupe. Bien qu'un seul cas d'autofécondation ait été étudié cytologiquement — celui de *Philomycus bilineatus* (Ikeda, 1937) — il est très vraisemblable qu'il s'agit de faits du même ordre chez d'autres espèces.

Arionidés

Wotton (1892) constate que la fécondité d'un *Arion ater* isolé, est normale mais que les pontes s'échelonnent sur une période plus longue que pour les animaux accouplés. J'ai énuméré plusieurs cas observés par Künkel (1916). Dans des conditions expérimentales certaines, cet auteur a pu élever 5 générations vierges d'*Arion empiricorum* [1], dont les représentants étaient bien développés, parfois même géants, mais la fécondité légèrement diminuée à la

[1] Certains auteurs considèrent cette espèce comme une variété de la précédente, *Arion ater* (Künkel 1916, Okland 1922).

troisième ou quatrième génération. Ikeda (1937) a consacré des recherches approfondies à *Philomycus bilineatus* qui est doué d'un pouvoir d'autofécondation aussi remarquable que celui d'*Arion*.

Limacidés

Depuis le cas de *Limax flavus*, signalé par Laurent (1851), les recherches de Künkel (1911, 1916) ont découvert des faits d'autofécondation chez diverses espèces : *Limax cinereus*, *L. variegatus* et *L. cinereoniger*. Il obtint 3 générations autogames de cette dernière forme et a comparé récemment la fécondité d'individus isolés et accouplés de *Limax tenellus* (Künkel 1934). Les œufs, un peu moins nombreux dans le premier cas, ont un pourcentage de développement aussi élevé.

D'après Luther (1915), *Agriolimax agrestis* se reproduit abondamment sans fécondation externe et plusieurs générations vierges peuvent être élevées. Au contraire des exemplaires d'*A. reticulatus*, isolés à l'état jeunes ou avant fécondation, sont restés stériles ou n'ont pondu que des œufs inféconds. Cependant, dans une expérience de croisement entre individus albinos et pigmentés, le parent albinos (récessif) a donné quelques pontes mixtes comprenant des jeunes pigmentés et quelques albinos qui pourraient être dus à l'autofécondation (voir p. 167). Mais l'auteur n'a pas effectué de recherches spéciales au point de vue des rapports entre les deux modes de fécondation. Enfin Rosenwald (1927) a montré que, dans certaines conditions d'élevage et dans un milieu naturel humide, *Agriolimax lævis* (= *Deroceras læve*) manifeste une précocité remarquable et pond des œufs féconds dès l'âge de deux mois, alors que les parties mâles du tractus génital sont encore rudimentaires et que l'accouplement ne peut se produire. Ces exemplaires précoces correspondent aux « femelles pures » considérées par Simroth (1893) comme parthénogénétiques.

Hélicidés

A côté de ces Stylommatophores nus, où, malgré l'impossibilité théorique d'autocopulation (Buresch), l'autofécondation paraît, comme on le voit, assez répandue, les *Helicidæ* ont donné lieu le plus souvent à des constatations entièrement négatives.

Lang s'est attaché à préciser, au début de ses recherches classiques sur l'hérédité chez *Helix*, l'âge de maturité et les conditions spéciales créées par l'hermaphrodisme. Il a constaté la stérilité des individus privés d'accouplement dans les espèces suivantes : *Helix arbustorum*, *hortensis*, *nemoralis*, *sylvatica*, *pomatia* et *aspersa*. A vrai dire, quelques représentants des deux dernières espèces pondirent dans ces conditions, mais les œufs ne se développèrent point (Lang, 1904). Le fait a été vérifié pour *H. pomatia* par Bœttger (1935) qui signale à nouveau la stérilité des *H. hortensis*, *H. nemoralis* et celle de *H. vindobonensis* (*austriaca*). Dans ses élevages d'*Helix*, Diver (*in* Diver et Boycott, 1925) n'a pas obtenu d'œufs féconds pondus par des isolés.

Cependant Lang (1912, p. 250) observa plus tard un cas exceptionnel chez *H. hortensis* ; un individu isolé en juin 1907, avant maturité, conservé dans un strict isolement a donné naissance en 1911 à de nombreux jeunes se développant normalement ; tandis que ses congénères avaient pondu dès 1908 après s'être accouplés. Diver et Boycott (1925, p. 124) rapportent une indication analogue de Stelfox relative à un *H. nemoralis* qui, sans s'être accouplé, déposa une ponte dont naquit un seul jeune. Emura et Ikeda (1934) dans leurs recherches sur *Bradybæna similaris stimpsoni* (*Eulotidæ*) ont mis en lumière des faits intéressants : 13 individus sur 16 isolés avant maturité, déposèrent, en une ou plusieurs pontes, en général très peu abondantes, quelques œufs dont un petit nombre arrivèrent à l'éclosion. Cette fécondité est très réduite si on la compare à celle de témoins accouplés et les individus sequestrés se reproduisent aussitôt de façon normale s'ils sont fécondés. Grâce à des caractères génétiques (bandes sur la coquille), les auteurs ont constaté que le sperme étranger peut être conservé plus d'une année après la copulation.

Zonitidés et Vitrinidés

Chez *Hyalinia cellaria*, Baudelot (1863) s'étonne d'avoir obtenu des œufs fertiles à partir de jeunes isolés et constate que l'accouplement procure aux individus vierges un regain de fertilité. J. Pérez (1877) attribue à la parthénogenèse un cas de fécondité observé chez un *Zonites algirus*, tout en faisant remarquer que

cet animal, isolé seulement à l'état adulte, pouvait avoir été fécondé l'année précédente.

Enfin Künkel (1929) indique la durée de la période de ponte de quelques exemplaires de *Vitrina brevis* qui n'avaient jamais eu la possibilité de s'accoupler.

II. — Le problème de la fécondation croisée.

Il est généralement admis que, chez les hermaphrodites libres qui s'accouplent, la fécondation croisée est la règle. La revue des cas de fécondité signalés dans les différents groupes de Pulmonés montre qu'il en est bien ainsi chez certaines espèces dont les représentants isolés restent stériles ou ne pondent qu'exceptionnellement quelques œufs viables. Mais chez d'autres, l'autofécondation présente, dans les conditions d'isolement expérimental, tous les caractères d'un processus de reproduction normal et de nombreuses générations peuvent être élevées dans une stricte endogamie. On peut se demander, dans ce cas, si les spermatozoïdes étrangers apportés par l'accouplement ont quelques chances d'atteindre les ovocytes avant que ceux-ci n'aient été fécondés par des spermatozoïdes autochtones. Sachant maintenant que la fécondité de certaines espèces provient de l'affinité réciproque que présentent les gamètes autochtones, la fécondation croisée peut, de ce fait, paraître problématique chez des êtres doués d'un hermaphrodisme aussi complet.

Le problème de la fécondation croisée chez les Pulmonés a été envisagé depuis longtemps. Nous avons vu en effet, dans l'exposé historique, que, pour expliquer la nécessité de l'accouplement chez ces animaux, diverses théories avaient été émises qui considéraient, soit les spermatozoïdes, soit les ovules comme immatures au niveau de la gonade et du canal hermaphrodite. Dans le schéma généralement admis, les éléments sexuels n'étaient considérés comme actifs qu'une fois engagés dans les voies efférentes distinctes et, dès lors, seul l'accouplement pouvait, en apportant les spermatozoïdes d'origine étrangère dans la branche femelle pourvue d'une poche copulatrice, assurer leur rencontre efficace avec les ovules.

Dans cette conception, divers mécanismes ont été invoqués pour expliquer la rencontre efficace des éléments sexuels autochtones

chez des animaux isolés, par les auteurs qui constataient leur fécondité, ou pensaient que dans certains cas l'autofécondation se produisait.

Plate (1891), Simroth (1900, 1912), Remanujam (1923) considèrent certaines dispositions anatomiques des Testacellidés, des Vaginulidés et des Trigonochlamidés, comme destinées à favoriser la rencontre des éléments autochtones chez ces espèces de mœurs solitaires, dont la biologie est fort mal connue. Il me paraît prématuré de fonder sur ces données la classification des modes d'autofécondation qu'a voulu tenter Gavrilov (1935) dans son importante « Contribution à l'étude de l'autofécondation chez les Métazoaires hermaphrodites ».

Une grande importance a été attribuée à l'*autocopulation* à la suite d'une observation de von Baer (1835) qui vit, dans une mare, une *Limnæa auricularia* dont le pénis, dévaginé et recourbé vers l'arrière, était engagé dans l'orifice vaginal, « selbstbegattung ».

Le transfert du sperme par autocopulation expliquerait pour Moquin-Tandon (1855), Semper (1857), Braunn (1888), Simroth (1900), Künkel (1908), Buresch (1912), Bœttger (1935), la fécondité des Basommatophores isolés, bien qu'aucun de ces auteurs ne paraisse avoir observé une telle déviation des processus d'accouplement normaux. Il semble que Holzfuss (1914) et Precht (1936) ont été témoins de tentatives d'autocopulation, mais, comme je l'ai dit à propos de mes observations personnelles, ce phénomène ne peut fournir une explication générale. Il est impossible chez les formes aphalliques.

Chez les Stylommatophores, dont les conduits sexuels débouchent dans un atrium génital commun, Buresch (1912) considérait l'autocopulation et partant l'autofécondation comme mécaniquement impossible. Nous avons vu cependant que, dans des conditions d'isolement, plusieurs espèces de Stylommatophores : *Arionidæ*, *Limacidæ*, en particulier, sont susceptibles de se reproduire. On ne voit guère pourquoi la réunion des voies efférentes dans un atrium commun constituerait un obstacle plus efficace à la réunion des gamètes, que la séparation des conduits chez les Basommatophores. Précisément Künkel (1911, 1916) et, plus récemment, Ikeda (1929, 1937) expliquent la fécondité des *Arionidæ* par la migration des spermatozoïdes autochtones du canal déférent dans l'atrium et dans la poche copulatrice où ils subiraient une phase de maturation

définitive. D'après ces auteurs, la capacité d'autofécondation chez les Stylommatophores tiendrait à la facilité plus ou moins grande qu'auraient les spermatozoïdes autochtones d'effectuer la migration que subissent les spermatozoïdes étrangers apportés par l'accouplement.

On voit par ces quelques exemples l'intérêt que présente, chez une forme autoféconde, l'étude des modalités de la fécondation croisée. La découverte du dimorphisme génital de *Bulinus contortus* et les particularités de fonctionnement qu'il laissait supposer m'ont conduit à entreprendre spécialement des recherches sur les processus de fécondation chez cette espèce, douée d'une remarquable capacité d'autogamie. C'est à ces recherches sur *Bulinus* que j'ai consacré la deuxième partie de mon travail.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES SUR L'APHALLIE ET LA FÉCONDATION CHEZ *BULINUS CONTORTUS*

CHAPITRE PREMIER

LE DIMORPHISME GÉNITAL DE *BULINUS CONTORTUS*

La constitution normale de l'appareil génital de *Bulinus* (*Isidora*) *contortus* Michaud est celle d'un Pulmoné diaulique à orifices sexuels séparés.

La gonade est une glande hermaphrodite, dont les produits sont évacués par un canal efférent unique qui bifurque au niveau de la glande de l'albumine et donne naissance à deux voies : mâle et femelle, entièrement séparées. La première est reliée à un organe copulateur volumineux, logé, au repos, dans la cavité générale, à gauche du bulbe buccal et susceptible de se dévaginer par le pore mâle, situé en arrière du tentacule gauche. Le second aboutit au pore femelle à la base du cou.

Comme je l'ai déjà signalé dans mes notes préliminaires, on rencontre dans certaines localités, et parfois presque exclusivement, des individus entièrement dépourvus d'appareil copulateur. J'ai désigné le type normal ou « *euphallique* » par le symbole *A*, réservant celui de *B* pour les individus « *aphalliques* », sans appareil copulateur et dont la prostate et le spermiducte sont atrophiés. Par ailleurs, la glande hermaphrodite et la voie femelle ne sont pas modifiées chez les individus du type *B*, qui sont susceptibles d'être

fécondés, mais ne peuvent point, évidemment, jouer le rôle de mâle.

L'étude du dimorphisme de l'appareil génital est indispensable avant d'aborder les problèmes de la fécondation chez *Bulinus contortus*.

J'examinerai donc successivement :

1° Le type *A*, euphallique, en insistant sur la structure particulière de l'appareil copulateur, qui explique son fonctionnement, et sur les différences ou les analogies qu'elle présente avec les formes voisines.

2° Le type *B*, remarquable par son aphallie complète et la réduction corrélative de la voie mâle.

I. — Type « euphallique » *A* (fig. 4, p. 75)

A. — *Gonade et voies efférentes.*

La *glande hermaphrodite* (*G* ♂), ou ovotestis, occupe entièrement l'extrémité spiralée de la masse viscérale. Elle est nettement séparée de la glande digestive et se distingue en cela de la gonade de *Limnæa* et de *Physa* qui s'étend contre la columelle, sans atteindre l'extrémité du tortillon, avec des diverticules irrégulièrement ramifiés entre les lobes hépatiques. La glande hermaphrodite de *Bulinus contortus* est constituée, comme celle des *Planorbis*, par des acini réguliers, moins nombreux et très peu ramifiés, disposés en bouquet et confluant dans un atrium (*A*) en entonnoir auquel fait suite le canal hermaphrodite (*C* ♂). L'extrémité aveugle des acini est tournée vers l'extérieur de la spire tandis que l'atrium est appliqué contre la columelle ; le canal hermaphrodite chemine suivant le même axe, longeant la face concave de la glande digestive jusqu'au carrefour des voies génitales.

Structure histologique de la gonade (Fig. 35 à 37, Pl. IV).

La glande hermaphrodite est entourée de tissu conjonctif, chargé de pigment noir, qui s'insinue entre les acini. Ceux-ci sont constitués par une enveloppe fibreuse à noyaux aplatis (assise d'Ancel,

(Gatenby). La disposition des éléments sexuels à l'intérieur de chacun d'eux est assez régulière.

Pendant la période d'activité génitale, la paroi des acini, dans la région voisine de l'atrium, est tapissée par un syncytium au sein duquel on distingue : 1° des noyaux sphériques, contenant un ou deux nucléoles et des petits blocs chromatiques régulièrement disposés, 2° des noyaux plus petits, fortement colorables, souvent déformés ; je considère que les premiers sont des gonocytes, les seconds des éléments stériles. La densité des noyaux dans cette région indique qu'il s'agit d'une zone de prolifération, bien que les mitoses y soient rares. Dans la lumière de l'acinus, au voisinage de cette région, se trouvent des spermatogonies sphériques, dont le noyau rappelle celui des gonocytes pariétaux. Les spermatogonies se multiplient activement, on constate souvent des groupes isogéniques présentant des divisions synchrones. Par places, le syncytium germinatif contient des noyaux plus volumineux présentant des stades synaptiques et entourés de noyaux stériles ; ils correspondent à des gonocytes différenciés dans le sens de l'ovogénèse.

A mesure que l'on s'éloigne de la zone de prolifération, le syncytium s'étire en une assise aplatie contenant des ovocytes de taille croissante, espacés, entourés de cellules folliculaires ; les plus avancés se rencontrent au fond des acini. Les stades de la lignée spermatique se succèdent également dans la profondeur des acini : les spermatocytes sont le plus souvent disposés en une assise contre les parois, dans la région moyenne ; les spermatides, avec leur extrémité apicale reliée aux « cellules basales » caractéristiques, se trouvent par groupes entre les ovocytes, les flagelles étendus dans la lumière.

Cette succession des stades paraît générale chez les Pulmonés. Merton (1930) l'explique par une migration des éléments sexuels au cours de leur maturation. Il n'y a pas de zone mâle ou femelle distincte comme celles que Furrow (1935) et Artom (1935) décrivent dans le cas de *Valvata*.

Cycle de la glande hermaphrodite.

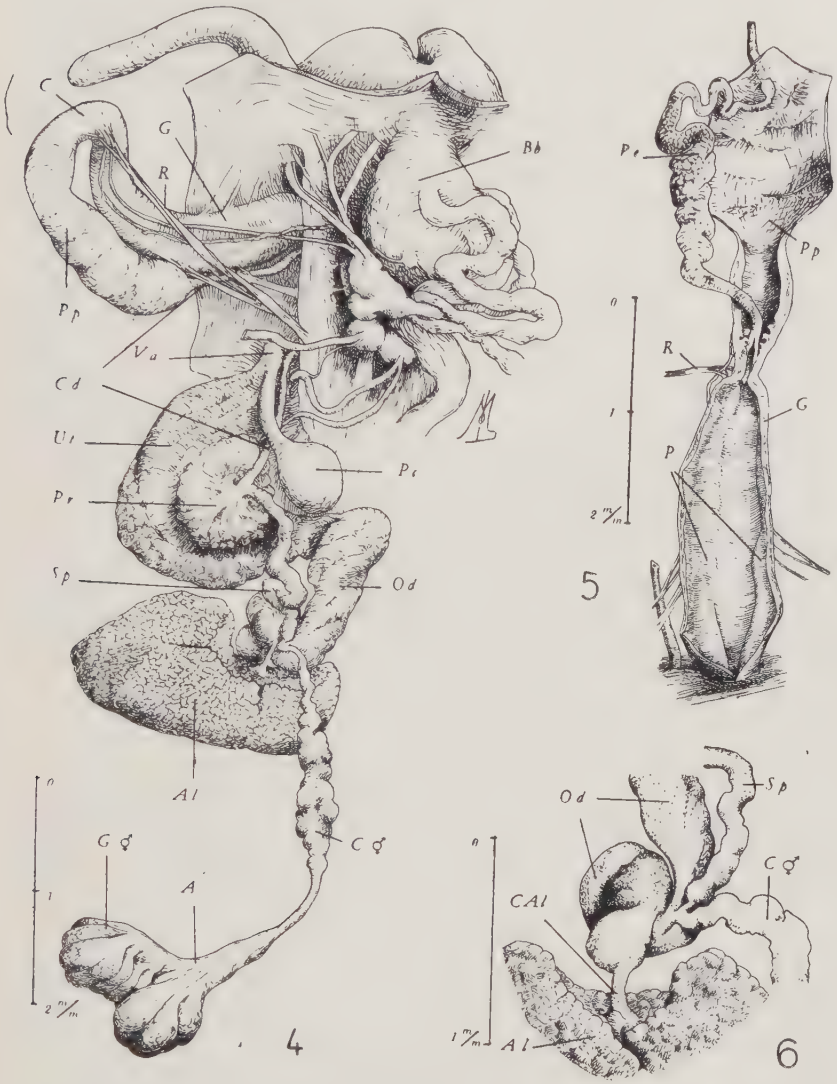
Au moment de l'éclosion, la gonade contient uniquement des gonocytes indifférenciés analogues à ceux que l'on retrouve chez l'adulte dans la zone de prolifération. L'apparition des deux lignées

gamétiques est très précoce. La spermatogenèse étant plus rapide, il y a des spermatozoïdes déjà formés longtemps avant que l'appareil génital ne soit apte à fonctionner. Mais il ne s'agit point de protandrie. Pendant toute la période d'activité génitale, à partir de la zone de prolifération localisée, les deux catégories de gamètes se différencient simultanément (1). Les spermatozoïdes mûrs s'accumulent au fur et à mesure, dans la portion moyenne dilatée du canal hermaphrodite, constituant un obstacle que les ovocytes doivent obligatoirement traverser au moment de leur descente. J. Pérez (1889), Lams (1910), Buresch (1912), Pabst (1914) pensaient qu'une dégénérescence des éléments mâles et de l'épithélium germinatif laissait la voie libre, au moment de la fécondation, pour la descente des ovocytes et leur rencontre avec les spermatozoïdes étrangers. L'existence de ce processus est contestée (Künkel 1916, Richter 1935, Ikeda 1937, Perrot 1937) ; il ne se produit ni chez *Bulinus* ni chez les Basommatophores, sauf chez les individus âgés. Après rupture du follicule, il n'y a plus de séparation entre les gamètes de sexe opposé. Je n'ai pu observer la descente des ovocytes. Leur passage doit entraîner des bouleversements importants dans la distribution des éléments libres à l'intérieur de la glande, ce qui explique sans doute la présence de spermatozoïdes mûrs dispersés dans toutes ses parties, chez les animaux en période de reproduction.

Ces constatations s'accordent bien avec l'existence de l'autofécondation chez *Bulinus contortus* et rendent, comme je l'ai dit, la fécondation croisée particulièrement problématique chez cette espèce.

Le *canal hermaphrodite* (*C* ♂) est l'unique débouché de la gonade. Il présente d'abord un diamètre très réduit. La tunique externe est contractée et la lumière est en partie obstruée par la saillie, en replis longitudinaux, des cellules épithéliales qui la tapissent. Dans sa portion médiane, le canal est au contraire dilaté, sa cavité, bordée d'un épithélium bas et cilié par place, présente de petits diverticules glandulaires peu profonds dans lesquels s'insinuent les spermatozoïdes qu'elle contient. Cette partie dilatée du

(1) Bien que les phases d'apparition des gamètes, décrites par Angel (1902) chez *Helix pomatia*, ne se retrouvent pas chez *Bulinus*, il n'est pas impossible qu'il s'agisse, ici aussi, d'un « déterminisme cytosexuel » (Angel 1902, 1935) sur lequel je reviendrai en exposant d'autres recherches expérimentales.



Appareil génital de *Bulinus contortus*, type *A*, euphallique : fig. 4, Dissection générale [× 15] ; — fig. 5, Dissection de l'appareil copulateur rétracté [× 15] ; — fig. 6, Carrefour des voies génitales [× 27].

A. atrium, *Al*. glande de l'albumine, *Bb*. bulbe buccal, *C*. col, $C\underset{+}{\sigma}$. canal hermaphrodite, *CAl*. canal de la glande de l'albumine, *Cd*. canal déférent, *G*. gaine, $G\underset{+}{\sigma}$. glande hermaphrodite, *Od*. oviducte, *P*. piliers musculaires, *Pc*. poche copulatrice, *Pe*. pénis, *Pp*. poche du pénis, *Pr*. prostate, *R*. muscle rétracteur, *Sp*. spermiducte, *Ut*. utérus, *Va*. vagin.

canal joue, d'une façon générale chez les Pulmonés, le rôle de vésicule séminale. Puis le canal se rétrécit à nouveau et parvient, après quelques sinuosités, au carrefour où se séparent l'oviducte et le spermiducte.

Ces canaux sont, à leur origine, pelotonnés et logés dans une dépression de la glande de l'albumine (*Al*). Les acini enchevêtrés de cette glande compacte, confluent vers un court canal commun (*CAl*) qui se déverse aussi dans la région du carrefour. J'ai représenté à une plus grande échelle (fig. 6), les rapports des voies génitales après avoir débarrassé leurs circonvolutions des adhérences mésenchymateuses qui les unissent.

On remarque que l'oviducte (*Od*) décrit à son origine une sorte de crosse. A l'extrémité de la crosse aboutit le canal de la glande de l'albumine, dilaté en ampoule, aplati entre les circonvolutions de l'oviducte. Le spermiducte (*Sp*) se détache latéralement du canal hermaphrodite qui se déverse tout de suite après dans l'oviducte par un étroit passage revêtu d'un épithélium très fortement cilié.

L'*oviducte* (*Od*) est un conduit tortueux dont la lumière est subdivisée par des replis longitudinaux, tapissés de hautes cellules glandulaires. Il ne présente pas de glande nidamentaire distincte (« second albuminiparous gland » de Baker 1911), analogue à celle des Limnées, et aboutit à l'utérus, organe massif de couleur jaune, situé sous le plancher de la cavité pulmonaire.

L'*utérus* (*Ut*) présente un amas glandulaire sur sa face dorsale convexe, sur laquelle chemine l'aorte. La face ventrale, visible sur la figure 4, est au contraire déprimée et, dans sa concavité, est logée la prostate, sur laquelle la poche copulatrice est étroitement appliquée lorsque les organes sont en place. Leurs relations topographiques normales sont indiquées dans la figure 14, représentant schématiquement des coupes totales de *Bulinus* passant dans la région de l'utérus et de la prostate. On distingue très bien (fig. 45, p. 182) la différence de structure entre les deux faces de l'utérus. Les acini glandulaires, massés sur la face dorsale, débouchent individuellement dans la cavité utérine, simple dilatation de l'oviducte.

Le *vagin* (*Va*), qui fait suite à l'utérus, est court et ses assises musculaires se développent progressivement. Il aboutit au pore femelle formant une petite papille à la base du cou, du côté gauche.

La *poche copulatrice* (*Pc*), souvent appelée *receptaculum semi-*

nis ou « spermathèque », est une ampoule à parois minces, reliée au vagin par un court canal cilié.

La voie mâle est entièrement séparée de la voie femelle à partir du carrefour ; elle n'atteint son développement complet que dans les individus *A*.

Le *spermiducte* (*Sp*) se détache latéralement du canal hermaphrodite, avec lequel il communique par un étroit goulet fortement cilié, très près de son point de jonction avec l'oviducte. Ses parois (fig. 18), entourées extérieurement d'une mince gaine conjonctive, sont constituées par un épithélium comportant de grosses cellules sécrétrices. Entre leurs extrémités apicales vacuolisées, sont intercalées de petites cellules bordant l'étroite lumière du tube d'un revêtement cilié. La structure histologique du spermiducte est uniforme sur tout le parcours sinueux qui le conduit à la prostate et apparaît sans transition dès sa séparation du canal hermaphrodite. Le spermiducte mesure environ 100 μ de diamètre.

La *prostate* (*Pr*) est composée d'un grand nombre d'acini confluant vers un petit réceptacle où aboutit le spermiducte et d'où se détache le canal déférent. Cette glande n'est pas traversée par la voie mâle, comme cela se produit chez les *Limnæidæ* où la prostate est une simple différenciation du spermiducte très élargi. Dans ce cas, les parois du spermiducte forment des replis, variables suivant les espèces, garnis de nids de cellules glandulaires dont Roszkowski (1926) a étudié la structure. Chez *Bulinus contortus*, la prostate est une vraie glande annexe dont la disposition rappelle celle de certains Planorbes (*P. corneus* par exemple). Les acini profonds qui la constituent (voir fig. 14, *A*) sont réunis entre eux par du tissu conjonctif chargé de pigment, au lieu d'être libres comme chez les Physes (Slugocka 1913). Chacun est formé d'un épithélium sécréteur unistratifié. Cet épithélium est composé de grosses cellules chargées de sécrétions accumulées au pôle apical : soit sous forme de multiples enclaves sphériques, principalement dans le fond des acini, soit sous forme d'une masse homogène unique refoulant le noyau arrondi vers la base de la cellule (fig. 16, p. 90). Entre ces cellules sécrétrices, vers la lumière des acini, se trouvent de petites cellules intercalaires. Le réceptacle est très réduit chez les individus du type *A* ; spermiducte et canal déférent sont juxtaposés sur la face ventrale de la prostate, légèrement déprimée, comme le représente la figure 4.

Le *canal déférent* (*Cd*), régulièrement cylindrique, longe d'abord le vagin puis, comme chez tous les Pulmonés à orifices génitaux séparés, il s'insinue dans la paroi du corps et reparaît, libre, dans la cavité générale, à la base de l'appareil copulateur dont il rejoint l'extrémité apicale. Le canal déférent (fig. 7, p. 81) a une structure très différente de celle du spermiducte ; il possède une puissante tunique musculaire, formée principalement de fibres circulaires, et un épithélium muqueux interne unistratifié. Il reste bien individualisé, dans une lacune entre les couches musculaires, pendant son trajet intra-pariétal.

B. — *L'appareil copulateur.*

1. Position rétractée (fig. 5, p. 75).

L'orifice mâle est situé immédiatement en arrière de l'expansion rhinophorique du tentacule gauche. Il correspond à la base d'implantation de l'organe copulateur qui, à l'état rétracté (fig. 4), forme une crosse volumineuse dans la cavité générale, à gauche et en arrière du bulbe buccal (*Bb*).

Comme chez la plupart des Basommatophores, on distingue deux parties principales réunies par un étranglement : la *gaine* (*G*), implantée dans la paroi du corps, et la *poche du pénis* (*Pp*), dont l'extrémité apicale est reliée au reste du tractus génital par le canal déférent.

La gaine (*G*) est un tube, légèrement renflé en forme de massue, entouré d'une enveloppe conjonctive chargée de pigment noir, comme tout le revêtement pariétal de la cavité générale dans la région antérieure du corps. A son extrémité, elle présente une zone plus claire et étranglée qui la relie à la partie distale de la poche du pénis, sorte de col (*C*) recourbé, cylindrique et blanc. La portion proximale de la poche du pénis, renflée, est rabattue au repos contre la gaine. Dans cette région, la poche (*Pp*) a des parois minces et l'on distingue par transparence les replis blanc jaunâtre du pénis qu'elle contient à l'état rétracté.

La gaine est reliée à la paroi dorsale du corps et à la musculature pariétale et plantaire par quelques faisceaux musculaires ténus. Un rétracteur (*R*), unique mais puissant, inséré au niveau

de l'étranglement, rattache l'extrémité de la gaine à la musculature plantaire. La poche du pénis n'a d'autre liaison que le canal déférent. L'appareil copulateur est innervé par un filet, émané du ganglion cérébroïde gauche, dont l'origine, très voisine des racines des nerfs rhinophorique et optique se dirigeant ensemble vers la base du tentacule, se confond avec celle des deux nerfs se rendant aux zones sensorielles des lèvres. Le nerf pénial longe la gaine et se ramifie entre les branches terminales du muscle rétracteur. Il est accompagné d'un petit vaisseau provenant des ramifications que donne l'aorte antérieure sous le bulbe buccal.

L'appareil copulateur, d'après l'aspect qu'il offre à l'ouverture de la cavité générale, paraît appartenir à un type courant chez les Basommatophores. Mais la dissection de la poche du pénis (fig. 5, p. 75) et l'examen de sa structure histologique (fig. 8 et 9, p. 81) révèlent des particularités que confirme l'étude de son fonctionnement.

La *gaine* (*G*), musculeuse, présente deux piliers (*P*) longitudinaux internes, l'un antérieur, l'autre postérieur, disposition fréquente chez les Pulmonés. Sa structure histologique est analogue à celle que décrit Slugocka (1913) chez les Physes mais il n'y a pas de glande muqueuse spécialisée (« prostate prépucienne » de Moquin-Tandon).

La *poche du pénis* (*Pp*) est une enveloppe dont les parois présentent dans la région du col (*C*), qui se raccorde avec la gaine, de fortes assises musculaires, composées surtout de fibres circulaires, dont l'épaisseur diminue vers l'extrémité apicale dilatée. Dans cette région, les parois sont très minces, transparentes et ne présentent que quelques trabécules musculo-conjonctifs saillants.

Le *pénis* (*Pe*) proprement dit, qui est un tube pelotonné et plissé à l'état rétracté, est contenu dans la poche Ce tube est relié d'une part, à l'extrémité apicale de la poche, où il reçoit le canal déférent, et, d'autre part, au sommet de la gaine dans laquelle il débouche en formant une légère saillie. Il résulte de cette liaison anatomique des deux extrémités du tube que la cavité de la gaine communique par un étroit orifice avec la lumière du tube pénial et du canal déférent et que l'espace annulaire, existant entre le tube pénial et les parois de la poche qui le contient, constitue une cavité close. La poche est un manchon autour du tube pénial. Cette disposition est schématisée dans la figure 11 (p. 82) afin d'en montrer la différence avec

celle qui est réalisée chez les Limnées ou les Physes, représentée à côté (fig. 10), avec les mêmes conventions.

Généralement, chez les Pulmonés présentant une gaine et une poche du pénis de calibre différent, les cavités de ces deux organes tubulaires communiquent directement entre elles et la poche sert simplement de fourreau à un prolongement plus ou moins long du canal déférent, constituant un stylet pénial libre à son extrémité. L'appareil copulateur très polymorphe des Planorbes peut aussi, dans la plupart des cas, être ramené au même schéma.

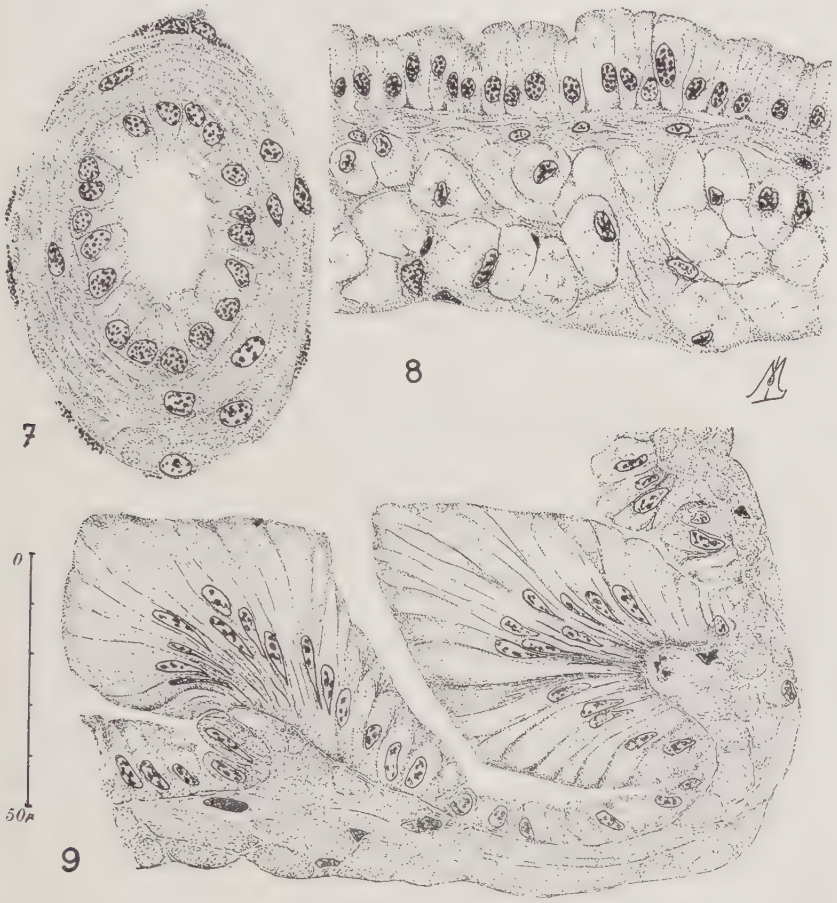
Le tube pénial de *Bulinus contortus* (fig. 5, p. 75) est grêle, incolore et très pelotonné à l'extrémité apicale de la poche où il reçoit le canal déférent. Il s'élargit et se colore en blanc jaunâtre opaque vers la portion moyenne de son parcours dont les replis se devinaient déjà par transparence à travers les parois de la poche. Puis on observe une région très dilatée et plissée, laissant apercevoir des papilles internes incolores. Enfin le tube se rétrécit progressivement à nouveau et suit un trajet rectiligne, dans l'étroit espace que lui réserve la cavité du col, jusqu'à son abouchement avec la gaine. Le tube pénial étalé mesure plus de deux fois la longueur de la poche.

L'étude histologique permet de vérifier les relations topographiques indiquées par la dissection et montre qu'il faut distinguer deux parties dans le tube pénial.

La partie distale, allant de la gaine jusqu'au point *Pe* (fig. 5), est constituée d'une couche externe musculo-conjonctive lâche avec des fibres entrecroisées, et d'un épithélium interne qui forme des papilles tout à fait caractéristiques (fig. 9). De place en place, cet épithélium présente des bouquets de cellules hautes, à noyau piriforme, groupées en sorte de cônes de plus en plus saillants dans la cavité du tube à mesure qu'elle s'élargit.

La partie proximale, allant du point *Pe* jusqu'au canal déférent, est au contraire caractérisée par l'épaisseur des assises externes et la simplification de l'épithélium (fig. 8). Les assises périphériques sont formées d'un enchevêtrement de fibres et de groupes de grosses cellules arrondies à cytoplasme vacuolaire, chargées, sur le vivant, d'enclaves jaunes qui donnent à cette région une coloration analogue à celle des tissus du rein. Elles rappellent les cellules de Leydig décrites dans le tissu conjonctif de plusieurs Mollusques (Cuénot, 1892, Froutin, 1937). L'épithélium interne ne présente pas

de papilles, il est bas et dépourvu de cils. La transition est très brusque entre ces deux parties qui s'affrontent dans la région moyenne du tube, avec leurs caractères les plus accusés. A mesure

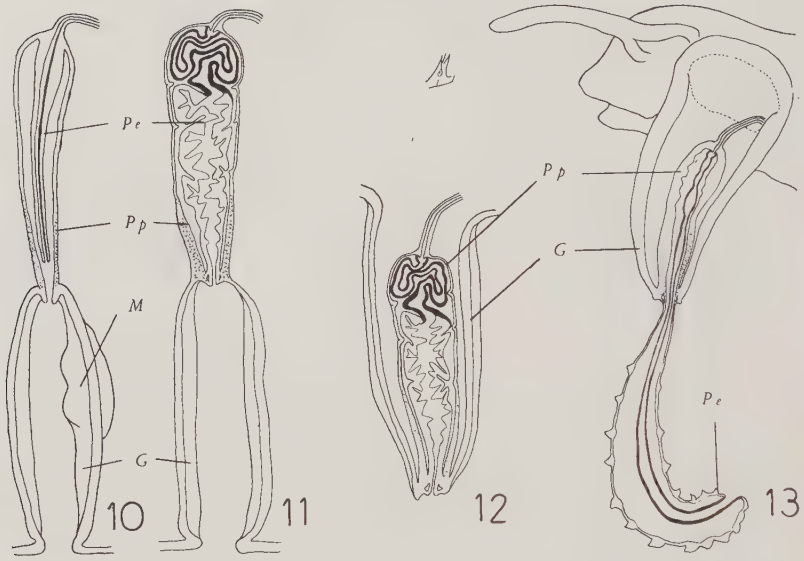


Histologie de l'appareil copulateur : fig. 7. Coupe transversale du canal déférent. Structure du tube pénial : dans la portion proximale, fig. 8. — et dans la portion distale, fig. 9. [× 660].

que le diamètre du tube se réduit, les cellules à enclaves disparaissent progressivement et la structure se simplifie jusqu'à la jonction avec le fond de la poche et l'abouchement du canal déférent. Celui-ci a, comme nous l'avons vu (fig. 7,), une structure très différente de celle du tube pénial.

2. Eversion de l'appareil copulateur

Cette disposition interne de l'appareil copuleur de *Bulinus contortus* entraîne des particularités de fonctionnement pendant l'accouplement. Les positions relatives des différentes parties : au repos, pendant et après l'éversion complète de l'organe sont représentées



Schémas de l'appareil copulateur : fig. 10, Chez *Physa acuta* ; — fig. 11, Chez *Bulinus contortus*, en position rétractée ; — fig. 12, Pendant le premier temps de l'éversion ; — fig. 13, Appareil copulateur complètement éversé (Cf. Pl. V, fig. 42).
G. gaine, *M.* « glande muqueuse » (*Physa*), *Pe.* tube pénial, *Pp.* poche du pénis.

schématiquement dans les figures ci-dessus, où la portion proximale du tube pénial est figurée en traits pleins jusqu'à la limite de la zone papillaire, (les papilles sont schématisées à une échelle naturellement très exagérée).

Le premier temps (fig. 12) correspond à l'éversion de la gaine. Il ne présente rien de très particulier. Comme chez les Physes, Limnées, Planorbes, etc., l'orifice mâle se dilate énormément et la gaine, sous la traction des muscles insérés à sa base (protracteurs) et sous la

pression du liquide interne, se retourne comme un doigt de gant et fait saillie à l'extérieur.

L'extrémité apicale de la gaine entraîne dans son mouvement la poche du pénis et son contenu rétracté, qui pendant cette étape préliminaire sont engagés, comme l'indique le schéma, dans la cavité de la gaine retournée.

L'accouplement proprement dit, introduction du tube pénial dans la voie femelle du conjoint, correspond à un deuxième temps, dont la figure 13 fait comprendre le mécanisme. Le tube pénial, à son origine, est relié au fond de la poche où débouche le canal déférent et se raccorde du côté distal à l'extrémité de la gaine maintenant saillante. Ces relations anatomiques ne peuvent être modifiées mais toute la partie libre, intermédiaire, peut se retourner sur elle-même en faisant à son tour saillie à l'extrémité de la gaine. Le canal déférent est ainsi prolongé par un manchon à double parois (*Pe*). La paroi interne est constituée par la portion proximale du tube, restée dans sa position initiale mais considérablement étirée. La paroi externe est constituée par la portion distale retournée du tube. Les papilles épithéliales se dressent en forme de cônes espacés dont le sommet est légèrement recourbé vers la base de l'organe. Ces papilles ne sont point revêtues de productions cornées, comparables aux épines qui garnissent l'organe copulateur de *Chilina* ou de *Zonites*. La poche elle-même ne se retourne point, elle chasse son contenu. Ses parois sont rigides et fortement contractées ; c'est vraisemblablement à cette contraction qu'est due l'évagination du tube pénial et sa turgescence par reflux de liquide dans la double paroi (1).

3. Accouplement

L'accouplement n'est pas réciproque. L'animal qui joue le rôle de mâle se place dorsalement sur le rebord gauche de l'ouverture de la coquille de son conjoint. La gaine dévaginée forme un organe turgescent et arqué, de section elliptique, capable de mouvements d'extension et de courbure ; son extrémité effilée arrive au contact

(1) Un dispositif analogue existe dans d'autres groupes zoologiques fort éloignés chez les Hirudinées et différents coléoptères par exemple, d'après la documentation réunie par Meisenheimer (1921).

de l'orifice femelle de l'animal fécondé. Cette position, commune à la plupart des Basommatophores, est très exactement figurée par Brumpt (1928).

Un couple peut rester ainsi en contact pendant plusieurs heures. Cette association peut, par sa durée, en imposer pour un accouplement effectif alors qu'elle ne correspond le plus souvent qu'aux préliminaires. D'après mes observations, au cours d'essais patiemment répétés pour obtenir les croisements nécessaires à mes recherches, les animaux peuvent rester plus de douze heures en position d'accouplement et se séparer sans que le deuxième temps se soit produit. Grâce à la faible transparence des tissus de la gaine, dilatés par le sang, on peut apercevoir les replis jaunâtres du tube pénial encore contenu dans la poche. Celle-ci est animée par moments de vives contractions.

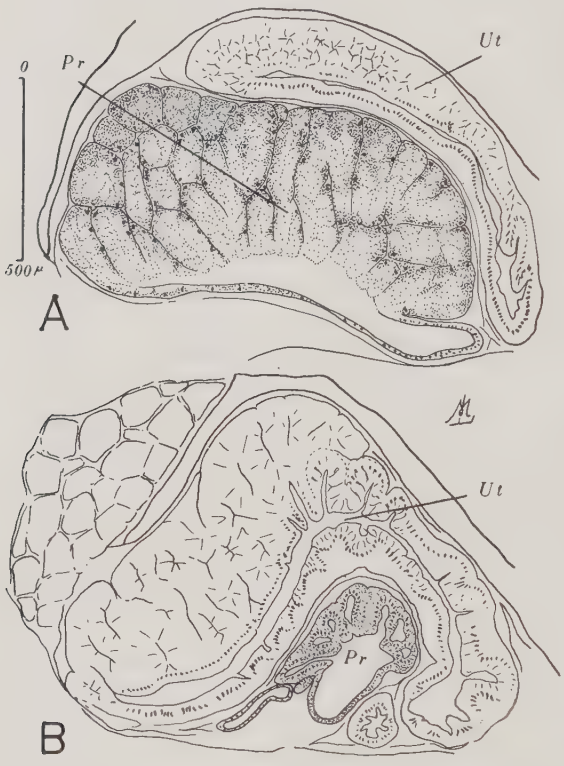


Fig. 14. — Dimensions relatives de la prostate : A dans le type *A* et B dans le type *B*, d'après des coupes transversales de Bulins de même taille intéressant la prostate (*Pr.*) au niveau de sa plus grande section, mais l'utérus (*Ut.*) à deux niveaux différents. [× 48].

Dans quelques cas, évidemment anormaux, j'ai observé la dévagination complète de l'organe copulateur dans la cavité pulmonaire ou dans la cavité palléale du Bulin passif. On peut ainsi, sans sacrifier le couple, examiner l'appareil copulateur complètement éversé.

Dans un de ces cas, j'ai photographié, après anesthésie, le sujet jouant le rôle de mâle (pl. V, fig. 42). On observe, en arrière du tentacule gauche, la gaine, qui a perdu sa turgescence. Le pénis, extériorisé, forme une massue d'un blanc jaunâtre, hérissée de papilles, reliée par un étroit pédoncule à l'extrémité de la gaine. Tandis que cette dernière est capable de mouvements variés, le pénis dévaginé est inerte et affecte une forme généralement arquée. Le rappel de la gaine s'effectue assez rapidement sous l'influence du muscle rétracteur. Dans les cas d'éversion complète à l'extérieur, le pénis continue, après le retrait de la gaine, à faire saillie par l'orifice mâle. Avant que la rétraction ne soit complète, il traîne, souvent pendant plusieurs heures, au contact de la branchie ou du pied lorsque l'animal se déplace.

Dans l'accouplement normal, le tube pénial est engagé dans les voies femelles du conjoint. L'extrémité de la gaine reste appliquée contre l'orifice femelle. La pénétration ne peut être observée sur le vivant mais on aperçoit, pendant qu'elle se produit, en examinant la gaine au binoculaire, la disparition progressive du tube pénial dont les replis étaient visibles tant qu'il était à la position rétractée. Lorsque la copulation est complète, l'étroit pédoncule basal du pénis parcourt le vagin, la partie terminale dilatée occupe et distend la cavité utérine de l'individu femelle. Ces rapports ne peuvent être étudiés que sur coupe (fig. 45, p. 182) ou sur une dissection (fig. 44), ce qui est possible sur un couple sacrifié après anesthésie, car on peut fixer les animaux sans qu'ils se séparent.

L'évagination du pénis se produit en quelques minutes, après une ou plusieurs chevauchées préliminaires de durée très variable, comme je l'ai dit, quelquefois plus de douze heures. La rétraction complète du pénis, après un accouplement normal, précède toujours le retrait de la gaine et la séparation des conjoints.

C. — *Anatomie de l'appareil génital chez les formes voisines.*

Je me suis étendu sur les modalités de l'accouplement de *Bulinus* pour souligner les particularités de structure de l'appareil copulateur et la complexité des phénomènes d'accouplement chez ce Pulmoné. Je n'ai trouvé que peu de documents sur l'anatomie des organes génitaux des divers Bulinidés. Ce type n'est pas isolé comme j'ai pu m'en convaincre en étudiant quelques espèces voi-

sines. En parcourant de nombreuses descriptions de *genitalia* de Pulmonés autres que des Bulinidés je n'ai pu le comparer qu'à la disposition réalisée chez une espèce africaine de Zonitidé, *Helicarion cryptophallus* Watson (1921) fort éloignée des Bulins au point de vue systématique.

Physopsis. — La description d'*Isidora* (*Physopsis*) *globosa* Morelet, a été donnée par Watson dans le mémoire de Connolly (1925) (Pl. VIII, fig. 14) sur les Mollusques de l'Afrique Orientale Portugaise. L'anatomie générale du tractus génital est tout à fait comparable à celle de *Bulinus*. La gaine, appelée « penis sac » ou « penis sheath » se rétrécit au niveau du col où s'insère le muscle rétracteur ; elle est surmontée par un organe cylindrique d'égale longueur appelée « penis » dont l'extrémité apicale où aboutit le canal déférent est un peu élargie. Watson attribue cette dilatation au fait que, suivant les individus, le canal déférent est pelotonné dans la paroi du « penis » avant d'y déboucher ou bien invaginé légèrement dans la cavité du « penis » en formant une grosse papille terminale (*In* Connolly, Pl. VIII, fig. 11 et 15). En réalité il s'agit de la poche du pénis qui contient un tube pénial analogue à celui de *Bulinus*, comme j'ai pu m'en convaincre en étudiant quelques exemplaires de la forme voisine *Physopsis africana* Krauss [1], originaires de Lorenzo Marques, trouvés dans les collections du Laboratoire de Parasitologie. A mon avis, les deux figures de Watson correspondent à deux états de pelotonnement du tube pénial, histologiquement distinct du canal déférent, à l'intérieur de la poche improprement appelée « penis ». *Physopsis* diffère de *Bulinus* par certains caractères conchyliologiques, mais au point de vue des organes génitaux, il n'existe que quelques différences minimes portant sur les proportions relatives des organes. Comme chez *Bulinus*, l'appareil copulateur comporte un tube pénial, dont une partie de l'épithélium interne est munie de papilles, logé, rétracté, dans la poche du pénis, et dont l'érection doit présenter les mêmes particularités, bien que je n'ai pu l'observer sur le vivant.

Pyrgophysa. — Le même type d'appareil copulateur se rencontre encore chez *Pyrgophysa forskali* Ehrenberg. J'ai pu en étudier

[1] *Physopsis globosa* Morelet, est souvent considérée comme une variété conchyliologique de l'espèce très polymorphe *Physopsis africana* Krauss (Neuville et Anthony 1908, Dupuis et Putzeys 1922).

quelques exemplaires envoyés de Dakar par le Dr Mathis en même temps que des Bulins. La poche du pénis est ici plus longue que la gaine et très étroite. Tout le tractus génital est étiré par suite de l'élongation de la masse viscérale.

Physastra (= *Pulmobranchia*). — Pelseneer (1895) a créé le genre *Pulmobranchia* pour un Pulmoné de Madagascar, du genre *Physastra* (cf. Thiele, 1931), décrit par Smith sous le nom de *Physa lamellata*, à cause de sa branchie plissée extra-pulmonaire (cet organe n'avait pas encore été décrit chez les Bulinidés). Ce que dit incidemment Pelseneer (p. 371) au sujet des organes génitaux : « avant d'arriver au pénis, le conduit déférent porte un renflement qui est un sac papillaire; ... le pénis n'a pas de stylet », indique bien que *Pulmobranchia* possède, comme *Bulinus*, un tube pénial papillaire, logé dans une poche plus large que le canal déférent. Pelseneer, comme beaucoup d'autres auteurs, appelle pénis, chez les Basommatophores, la gaine, dévaginable, mais non destinée à pénétrer dans la voie femelle au moment de l'accouplement.

Isidorella. — *Isidorella pyramidata* Sowerby, d'Australie, a été récemment étudié par Quick (1933, 1934). D'après les descriptions de cet auteur, la gaine est surmontée (Quick, 1933, fig. 14) d'un organe cylindrique arqué se terminant en cul-de-sac, comparé à un flagellum. Seule, la moitié distale de cet organe correspond à la poche du pénis et contient un pénis musculaire terminé par un stylet corné, peut-être analogue à celui de *Planorbis* (*Gyraulus*) *albus*. Le reste de l'appareil génital ressemble à celui de *Bulinus* dans la mesure où celui-ci reproduit le schéma général des *Planorbidæ*. L'appareil copulateur, dont Quick paraît avoir suivi sur le vivant le fonctionnement, est, d'après sa description, différent de celui des espèces précédentes (celles-ci sont groupées avec *Isidorella* dans les différentes sections du grand genre *Isidora* Ehrenberg que Thiele substitue à *Bulinus*).

D. — *Affinités des Bulinidés.*

Thiele (1931) classe *Isidora* (= *Bulinus*), avec ses nombreuses sections, dans la famille des *Planorbidæ* à côté des *Planorbis* à coquille en spirale plane (*Planorbis*, *Anisus*) et des formes turriculées *Camptoceras* Benson, de l'Inde et du Japon, et *Miratesta* P. F. Sarasin, des îles Célèbes.

Plusieurs caractères rapprochent *Bulinus* des *Planorbidæ* : forme des pontes, sang rouge, radula, prostate, disposition du système nerveux, de l'appareil circulatoire et respiratoire. Pelseneer (1895, 1901, 1938) a montré l'importance de la branchie plissée, exagération du lobe palléal lisse de *Planorbis corneus*, caractéristique de l'appareil respiratoire amphibie des différents Bulinidés dont je viens de parler et qui se retrouve également chez *Camptoceras*, *Miratesta* et chez *Indoplanorbis exustus* (Rao, 1933). Au point de vue de l'appareil génital, le groupe des Planorbes est très polymorphe. Déjà Büchner avait distingué plusieurs types dans les appareils copulateurs dont les caractères sont pris en considération par les travaux récents d'Annandale et Prashad (1921), Baker (1931, 1933), Soos (1935), etc... Sauf *Indoplanorbis exustus*, que j'ai pu étudier sur le vivant, et qui, malgré la forme de sa coquille, s'écarte au point de vue anatomique des autres Planorbes de grande taille (1), aucun des types décrits ne correspond à celui de *Bulinus*. Il serait intéressant d'étendre, à ce point de vue, les recherches sur les *genitalia* dans les nombreuses formes décrites d'après la coquille et dont les parties molles sont peu connues. On y trouverait sans doute des données plus sûres pour établir leurs affinités et les limites de la famille des *Bulinidæ*, considérée par certain comme une famille distincte (Germain et Neveu Lemaire, 1926, Germain, 1931).

II. — Type « aphallique » *B* (fig. 15, p. 89).

Les caractères fondamentaux qui distinguent le type *B* sont l'aphallie et la réduction corrélative de la voie mâle. Toute la description de la partie hermaphrodite du tractus génital et de la voie femelle, que j'ai donnée précédemment au sujet du type *A*, s'applique exactement au type *B* comme l'indique la comparaison de la figure ci-contre avec la figure 4 (p. 75).

Extérieurement, l'aphallie se traduit seulement par l'absence du pore mâle. Les téguments du côté gauche, en arrière de l'expansion rhinophorique du tentacule, ne présentent pas de perforation. Mais ce signe est souvent difficile à distinguer car il suffit d'une légère

(1) Je consacrerai sous peu à cet intéressant Pulmoné une note spéciale.

contraction de l'animal, ou d'un pli des téguments pour masquer ou simuler le pore mâle. De plus, quelques individus aphalliques présentent, à la base du tentacule gauche, une petite cicatrice blanchâtre (fig. 20, p. 92) qui peut prêter à confusion.

Dès l'ouverture de la cavité générale, on est frappé de l'absence totale de la gaine et de la poche du pénis. De chaque côté du bulbe buccal (*Bb*) la disposition des organes est symétrique. L'artère et le nerf péniaux font défaut et un même nombre de filets nerveux se détache des ganglions cérébroïdes de part et d'autre du collier nerveux. La place de l'orifice mâle et les points d'insertion normaux des muscles de la gaine ne sont indiqués par aucune différenciation.

Le canal hermaphrodite, avant de se joindre à l'oviducte, donne naissance latéralement à un tractus étroit en général non pelotonné (*Sp*), qui s'insinue sous la poche copulatrice. Celle-ci paraît reposer directement dans la concavité de l'utérus. Si on la dégage des adhérences conjonctives qui la retiennent dans cette position, on aperçoit entre elle (*Pc*) et l'utérus (*Ut*), un organe aplati (*Pr*), entouré

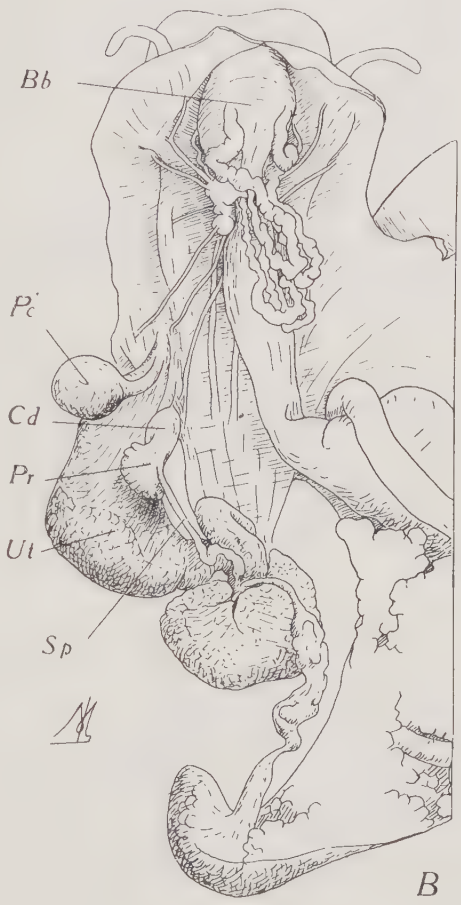


Fig. 15. — Appareil génital de *Bulinus contortus* type *B*, aphallique.
Bb. bulbe buccal, *Cd.* rudiment de canal déférent, *Pc.* poche copulatrice, *Pr.* rudiment de prostate, *Sp.* rudiment du spermiducte, *Ut.* utérus [× 12].

de pigment noir. Cet organe rudimentaire correspond à la prostate et le tractus qui l'unit au canal hermaphrodite est le vestige du

Histologie comparée de la prostate et du spermiducte dans les types *A* et *B* de *Bulinus contortus* : fig. 16, Epithélium sécréteur dans la portion moyenne d'un acinus prostatique du type *A* ; — fig. 17, Epithélium indifférencié du type *B* ; — fig. 18, Paroi du spermiducte du type *A* ; — fig. 19, Coupe transversale du spermiducte rudimentaire du type *B*. [× 660].

spermiducte. La voie mâle se termine en cul-de-sac dans la région du vagin par une ampoule à parois minces (*Cd*), plus ou moins dilatée suivant les individus. Ce cæcum prostatique, sans

communication avec l'extérieur, correspond à l'amorce du canal déférent qui fait totalement défaut.

Le spermiducte, qui prend normalement naissance au carrefour des voies génitales, est un tube à parois peu épaisses, mesurant seulement de 30 à 50 μ de diamètre extérieur. L'épithélium lacunaire qui le borde (fig. 19,) est formé de cellules non différenciées et irrégulièrement ciliées (comparer à la figure 18). Les figures 14 *A* et *B* (p. 84), correspondant à deux Bulins de même taille, représentent des coupes transversales intéressant la prostate, suivant sa plus grande section, et l'utérus (celui-ci à deux niveaux différents). Dans le cas de l'individu *B* (fig. 14) on remarque le petit nombre des acini débouchant dans le réceptacle en cæcum et la minceur de leurs parois indifférenciées. Les diverticules prostatiques (fig. 17), dans le type *B*, sont entourés de tissu conjonctif dense et chargé de pigment. Cette enveloppe n'a pas été distendue par l'accroissement de la prostate au moment de son entrée en activité. L'épithélium interne a conservé des caractères embryonnaires ; il comporte des cellules cylindriques rapprochées, à noyau sphérique ou allongé, sans activité sécrétrice (comparer à la figure 16). La réduction du volume total de l'organe provient surtout du petit nombre des acini.

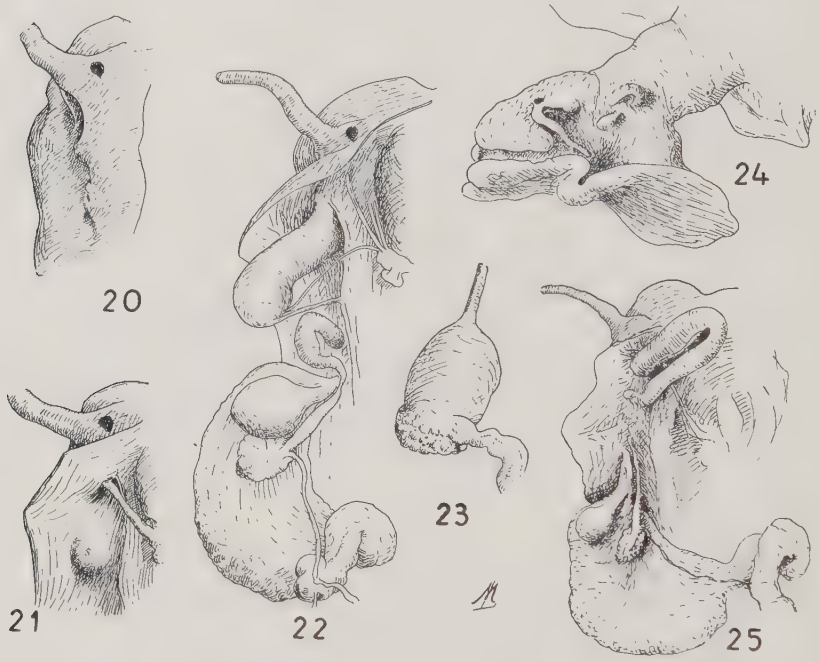
Les coupes, dans la partie antérieure du corps, ne permettent pas de découvrir la trace d'un canal déférent rudimentaire. Et, dans la plupart des cas, les parois droite et gauche, en arrière de la base des tentacules, sont exactement semblables au point de vue histologique chez les adultes. Quelquefois cependant on trouve à l'emplacement de l'orifice mâle, un petit amas cellulaire, invisible à la simple dissection.

Il existe naturellement de petites variations individuelles dans le degré de réduction du conduit mâle rudimentaire. Dans tous les cas, la gonade et la voie femelle sont parfaitement normales et la reproduction est possible grâce à l'autofécondation.

Autres anomalies de l'appareil génital

A côté des deux types anatomiques que je viens de décrire, j'ai quelquefois observé d'autres dispositions, dans l'énorme matériel provenant d'élevages ou de récoltes que j'ai examiné.

J'ai trouvé quelques individus aphalliques qui présentaient, en arrière du tentacule gauche (fig. 20), une petite protubérance annulaire blanchâtre au niveau du pore mâle. Intérieurement (fig. 21) se trouvait, à la place normale de la base d'implantation de la gaine, un renflement musculaire formant une légère saillie aplatie sur la paroi du corps. Je n'ai jamais trouvé cette espèce de *cicatrice* en liaison ni avec les ganglions cérébroïdes, ni avec le canal



Anomalies du tractus génital : fig. 20, Présence d'une « cicatrice » au niveau de l'orifice mâle, aspect extérieur ; — fig. 21, Le même individu face interne des téguments ; — fig. 22, Individu possédant seulement la gaine, le canal déférent se termine en cæcum ; — fig. 23, Prostate à région glandulaire abortive chez un individu *A* ; — fig. 24, Aspect extérieur d'un Bulin à orifice mâle imperforé ; — fig. 25, Le même disséqué [main levée].

déférent. Le nerf pénial faisait défaut et le conduit mâle était abortif avec une prostate réduite.

L'importance du vestige de la prostate est quelque peu variable suivant les individus aphalliques. Chez les individus adultes, euphalliques, cet organe est toujours bien développé. Cependant j'ai rencontré un Bulin *A* possédant un spermiducte et un canal déférent normaux mais dont la prostate était constituée par une espèce de vésicule à parois minces, distendues, pourvue d'acini glandulaires abortifs (fig. 23) ; elle avait, aux connections près, la disposition de la prostate d'un *B*.

Une autre anomalie, que j'ai rencontrée à plusieurs reprises, est caractérisée par une *aphallie partielle*. Le pore mâle est perforé et donne accès dans

un tube à parois musculaires, plus ou moins long, qui a la structure et parfois le volume de la gaine. Mais cette gaine n'est pas reliée à la voie mâle, elle se termine en cul-de-sac, son extrémité apicale est libre ou reliée au nerf pénial et au muscle rétracteur (1). Ces individus sont dépourvus de canal déférent et la voie mâle a la structure rudimentaire du type *B*. Dans le cas d'un Bulin de la souche du Caire (fig. 22), il existait, au delà de la prostate abortive, à la place du canal déférent, un conduit renflé à parois musculaires épaisses se dirigeant vers la partie antérieure, mais terminé en cæcum libre dans la cavité générale, sans s'insinuer dans la musculature pariétale.

Enfin, j'ai encore observé un individu qui présentait extérieurement (fig. 24) une double expansion rhinophorique à gauche et une espèce de verrue pédonculée à la place de l'orifice mâle. A la dissection (fig. 25), l'organe copulateur, qui était anormal, se composait d'un tube recourbé en anse et dont les deux extrémités, obturées, étaient soudées à la paroi du corps. La prostate était du type *B* et le canal déférent, très grêle, se perdait dans les tissus.

La fréquence de ces anomalies est très faible (comme on le verra à propos de la statistique des populations naturelles de Bulins : 11 individus indéterminés sur 3.101 examinés). Dans mes élevages, j'ai observé plusieurs fois l'existence de « cicatrice » ou « d'aphallie partielle » aussi bien dans les lignées à prédominance *A* que dans les lignées à prédominance *B*. Ces variations ne se sont point montrées héréditaires et ne constituent pas, à proprement parler, des anomalies intermédiaires entre les deux termes du dimorphisme génital qui conserve toute sa netteté.

L'absence totale ou partielle de l'appareil copulateur n'avait pas été signalée à ma connaissance chez *Bulinus contortus* et, dans les rares données concernant la morphologie des parties molles des Bulinidés, on peut relever, au contraire, plusieurs indications qui montrent que les auteurs ont eu affaire à des formes euphalliques. C'est ainsi qu'Anderson (1923) a constaté l'accouplement dans ses élevages, à Tunis, et Brumpt (1928) donne la figure d'un couple de Bulins de Corse. Watson, qui a cependant découvert plusieurs cas d'aphallie chez des espèces terrestres, a bien voulu me préciser qu'il n'avait rien observé d'anormal dans les quelques échantillons de Bulinidés, autres que *Physopsis globosa*, qu'il a étudiés en Afrique Orientale Portugaise. Je dois dire que, comme cet auteur, je n'ai trouvé que des individus normaux dans les échantillons de

(1) J'ai décrit et figuré (1937) une anomalie exactement semblable chez *Physa subopaca* où elle paraît, au Caire, plus fréquente que l'aphallie.

Physopsis africana (Lourenzo Marques) que j'ai disséqués. Il en était de même dans les dix échantillons de *Pyrgophysa forskali* (Dakar) que j'ai examinés. Adanson (1757), qui avait reconnu l'hermaphrodisme du Bulin de Podor (*B. senegalensis*), signale également l'accouplement. On peut remarquer sur la figure originale de *Miratesta celebensis* (P. et F. Sarasin, 1898) l'orifice mâle en arrière du tentacule gauche. Enfin je rappellerai que Pelseneer (1895) mentionne le sac papillaire du pénis de *Pulmobranchia (Physastra) lamellata*.

Il était donc intéressant d'étudier la fréquence de l'aphallie dans les populations naturelles et son origine embryologique.

CHAPITRE II

RECHERCHES SUR L'APHALLIE

I. — Statistique de l'aphallie dans les populations naturelles de Bulins.

A. — *Remarques sur la répartition et la systématique.*

Selon Germain (1931), les régions Circa-méditerranéennes, Ethiopienne, Africaine, Indo-Malaise et Australasienne hébergent des représentants de la famille des *Bulinidæ*. Depuis que leur rôle d'hôtes intermédiaires pour les Trématodes pathogènes, découvert par Leiper (1915), les a signalés à la vindicte médicale, les recherches et les enquêtes sur les gîtes à Bulins se sont multipliées, principalement dans les zones où l'hématurie est endémique.

La systématique du groupe est des plus complexe et les dénominations génériques et spécifiques attribuées aux matériaux récoltés au hasard des missions, ont donné lieu à des polémiques nombreuses au sujet de leur validité (1).

L'examen des récoltes de Bulins et mes élevages m'ont permis de constater le polymorphisme conchyliologique de cette espèce. Il est vraisemblable qu'une bonne partie des 39 noms spécifiques (sans parler des synonymes et des variétés) énumérés par Pilsbry et Bequaert (1927), pour les seuls représentants africains du genre *Bulinus*, correspondent à de simples morphoses. Haas (1935), a récemment essayé de hiérarchiser les nombreuses formes de Bulins, du domaine paléarctique, en les groupant autour d'un petit nombre de grandes espèces (*Formenkreis*) dont elles représenteraient des sous-espèces locales. Cette intéressante tentative de systématisation

(1) Voir à ce sujet : Pallary (1909-1913), Kennard et Woodward (1921), Annandale (1922), Pilsbry et Bequaert (1927), Thiele (1931), Baylis (1931), Haas (1935, 1936) parmi les plus récentes.

serait à poursuivre après avoir établi les limites de variabilité des caractères des espèces types. Les différentes formes conchyliologiques de *Bulinus contortus*, que je mentionne à propos de certaines récoltes (1), sont considérées comme espèces distinctes ou variétés suivant les auteurs. Comme elles apparaissent indifféremment dans les élevages en lignées autogames ou après croisement, j'incline à penser que l'influence des facteurs extérieurs sur la croissance peut se traduire par la forme élancée ou déprimée de la spire. Il arrive d'observer, en élevage pédigré, des spécimens présentant entre eux des liens génétiques connus et correspondant, pour les malacologistes, à des espèces distinctes. Ceci confirme la tendance de Germain (1908), Pallary (1909-1913), Annandale (1918), Germain et Neveu-Lemaire (1926) à mettre en série par exemple, les formes *raymondianus*, *innesi*, *dybowskyi*, *contortus*, *brondeli*, *brocchii*, *truncatus* qui peuvent constituer, dans la nature, des populations homogènes ou mélangées suivant les gîtes.

La structure des organes génitaux, dont les grands traits se retrouvent également dans les genres voisins *Pyrgophysa*, *Physastra*, *Physopsis* d'après mes observations personnelles et l'examen critique des descriptions de Pelseneer (1895) et de Watson (*in* Connolly 1925), comme je l'ai indiqué dans un chapitre précédent, est au contraire très constante jusque dans les détails.

L'espèce la plus anciennement décrite (après le « Bulin », découvert par Adanson (1757) au Sénégal, qui a donné son nom au genre *Bulinus*) est celle qui nous occupe, *Bulinus contortus*, Michaud (1829) trouvée en France aux environs de Collioure (2).

Cette espèce, comme le faisait déjà remarquer Fagot (1879), dans sa revue des faunes malacologiques des Pyrénées-Orientales, n'avait jamais été retrouvée dans cette région. Dollfus (1922) constate à nouveau cette disparition et signale que l'espèce est commune au sud des Pyrénées en Catalogne espagnole. Je l'ai vainement cherchée, au cours de séjours au Laboratoire Arago, dans les ruisseaux des environs de Banyuls et de Collioure et je ne sache pas que d'autres l'y aient retrouvée, elle n'est mentionnée dans aucune faune de notre littoral méditerranéen et n'existe pas dans les musées régionaux

(1) Je remercie M. P. Pallary d'avoir bien voulu examiner mes échantillons au cours de son séjour à Paris en 1937.

(2) Michaud (1829) rattachait cette espèce au genre *Physa*.

d'après Carrosse (1930). On peut la considérer comme ayant quitté la France continentale après y avoir reçu son nom.

Par contre sa présence en Corse a été maintes fois confirmée. C'est là que Brumpt (1929) a démontré son rôle dans la transmission de la bilharziose bovine dont le cycle évolutif était encore inconnu.

Grâce à l'amabilité de diverses personnalités, dont plusieurs sont attachées à nos Instituts Pasteur coloniaux, j'ai pu disposer de matériaux d'origine exotique intéressants.

B. — *Examen des récoltes.*

J'exposerai d'abord les données statistiques relatives aux régions d'où proviennent les souches de mes élevages expérimentaux.

Corse. — Les premiers Bulins que j'ai étudiés provenaient d'élevages entretenus au Laboratoire de Parasitologie de la Faculté de Médecine de Paris, à partir de mollusques rapportés de Corse par le Professeur E. Brumpt, qui me donna, à deux reprises, quelques sujets vivants. Le premier lot comprenait six individus tous aphalliques, le second 4 *A* et 8 *B*.

J'ai pu examiner sur le vivant, dans les élevages du Dr Desportes, au Laboratoire de Parasitologie, 40 *Bulinus contortus* adultes récoltés à *Porto Vecchio*, comprenant seulement 3 *A* (7,5 o/o) et 37 *B*. Parmi ces individus *B*, 9 laissaient voir par transparence, à la place habituelle de l'orifice mâle, ici imperforé, une petite cicatrice blanchâtre. En disséquant un lot de même origine, conservé en collection, j'ai trouvé 2 *A* et 19 *B*, soit 9,52 o/o de *A*, ce qui concorde bien avec la statistique précédente.

Dans une autre récolte, également conservée, provenant de la région d'*Ajaccio* (*Campo de Oro*), la proportion de *A* était beaucoup plus élevée, atteignant 56, 57 o/o avec 43 *A* et 30 *B* (auxquels il faut ajouter 6 Bulins anormaux, dont l'appareil copulateur était incomplet et réduit à la gaine seule, se terminant en cul-de-sac dans la cavité générale).

Maroc. — Les gîtes de Bulins sont abondants au Maroc (Brumpt 1922, Barnéoud et Carrosse 1929, Baltazar 1933). Je dois au Dr L. Brimont, l'envoi d'un lot important de Bulins vivants, recueilli dans « un bassin abandonné voisin de la Ménara » à *Marrakech* en juin 1932. Sur 246 individus, j'ai observé 182 *A* et 64 *B* soit 73,98 o/o de *A*. Quelques individus *B* présentaient un léger épaississement, visible au binoculaire, au niveau de l'orifice mâle, imperforé naturellement. Les coquilles étaient en général de petite taille, 6 ou 7 millimètres, striées et à spire médiocre, correspondant à la forme *brocchii* Ehrenberg. Ils ont été l'origine des élevages que je poursuis encore sous la désignation de *lignées du Maroc*, et offraient cette particularité, que je remarquai plus tard par comparaison avec d'autres souches, d'avoir un manteau entièrement dépourvu de taches de pigment noir, caractère qui s'est montré constant dans leur descendance.

Sénégal. — Les marais de Podor sont la patrie originelle du « Bulin » qu'Adanson (1757) a décrit et figuré avec beaucoup de soin et qui a été introduit dans la nomenclature linnéenne par O. F. Müller (1801) sous le nom de *Bulinus senegalensis*, que Pilsbry et Bequaert (1927) considèrent comme valable, après examen d'exemplaires provenant de la localité type. Il s'agit d'une forme minuscule qui paraît distincte de celle qui nous occupe. Celle-ci existe dans de nombreuses collections d'eau, à Saint-Louis, d'après Lefrou (1933).

Grâce aux envois répétés des Drs C. et M. Mathis, de l'Institut Pasteur de Dakar, j'ai pu étudier plusieurs lots de *Bulinus contortus* récoltés dans les bassins du *jardin de Hann* près de *Dakar*. Le très faible pourcentage d'individus *A* qui se rencontre dans cette région m'a tout de suite frappé. Les statistiques successives indiquent bien la constance de composition de cette population presque entièrement aphallique.

Août 1933 . . .	450 Bulins		6 *A*	444 *B*	1,33 o/o de *A*
Avril 1934 . . .	7 »	(vivants)	— »	7 »	
Juin 1934 . . .	70 »		1 »	69 »	1,43 o/o » »
Mai 1935. . . .	117 »	(vivants)	3 »	114 »	2,65 o/o » »
Juin 1935 . . .	195 »		1 »	194 »	0,57 o/o » »
Total . . .	839 Bulins		11 *A*	828 *B*	1,31 o/o de *A*

Ces envois contenaient en outre quelques *Pyrgophysa forskali* Ehrenberg dont j'ai obtenu la reproduction.

Les 7 Bulins vivants reçus en avril 1934 étaient âgés et certains parasités, aucun ne pondit pendant plusieurs mois de culture. L'envoi du mois de mai 1935 fut le point de départ d'élevages prospères. Les Bulins étaient en général de petite taille et très fortement pigmentés, avec une coquille à spire moyenne ou un peu élevée, forme *contortus* et *dybowskyi* Fischer. En disséquant les exemplaires fixés, puis en examinant les jeunes élevés au Laboratoire, dont la coquille était transparente, j'ai remarqué que, contrairement aux Bulins du Maroc, la surface du manteau était constellée de taches de pigment noir, caractère que j'ai constamment retrouvé chez leurs descendants.

Egypte. — La faune malacologique d'Egypte a fait l'objet de mémoires et d'enquêtes récentes, en ce qui concerne les Bulins, de la part de Pallary (1909-13, 1924), de Leiper et Thompson (1916), de Helmy (1933). Ce dernier et le Dr W. Charobim ont bien voulu me faire parvenir plusieurs lots de Mollusques récoltés dans un bassin de l'*Université du Caire à Abbassieh* peuplé de Bulins euphalliques, contrairement à ceux de Dakar, comme le montrent les statistiques suivantes :

Septembre 1935 .	114 Bulins		112 *A*	et 2 anormaux
Décembre 1935 .	194 »		193 *A*	et 1 anormal
» » .	142 »	(vivants)	141 *A* et 1 *B*	
Total . .	450 Bulins		446 *A* et 1 *B*	soit 99,77 o/o de *A*

et 3 individus anormaux, partiellement dépourvus d'appareil copulateur, ne possédant que la gaine seule.

Le dernier envoi constitue la souche de mes lignées égyptiennes. Le seul individu *B* observé était vivant et s'est abondamment reproduit.

A ces envois étaient mêlés un certain nombre de *Physa subopaca* Lamarck présentant des cas d'aphallie (voir de Larambergue, 1937).

Le Dr L. Van den Berghe m'a apporté un autre lot de Bulins d'Egypte récoltés à *El Marg*, localité déjà rendue célèbre par les recherches de Leiper, il contenait :

146 Bulins dont 143 *A* et 3 *B* soit 97,94 o/o de *A*, proportion très voisine de celle du Caire.

Dans ces deux populations égyptiennes j'ai trouvé simultanément des individus à manteau tacheté et des individus sans taches, ces derniers représentaient environ 20 o/o du nombre total — la forme de la coquille était du type *brocchii* Ehrenberg.

Algérie. — En Algérie, les recherches récentes ont montré que de nombreuses collections d'eau, connues au temps de Bourguignat et de Lhotellerie pour des stations de Bulins, ont été détruites par la colonisation et ne contiennent plus que des restes subfossiles. On connaît encore quelques gîtes dans la plaine du Nord (Pallary, 1934), en Kabylie et près de Bône et de la Calle (Gauthier, 1934), dans les massifs du Hoggar (Seurat, 1934).

Les seuls Bulins que j'ai pu examiner m'ont été confiés par le Professeur L. Seurat, qui les avait récoltés dans l'*Oued Ahetes* (dans le Tiffedest au nord du Hoggar). Les 35 échantillons, de taille grande ou moyenne, étaient tous aphalliques, avec manteau tacheté et du type *contortus* ou *raymondianus* Bourguignat, à spire élevée.

En pays Ajjer (Sahara) Bergerot (1935) a signalé un gîte à Djanet. A Colomb Béchar, *Bulinus* est fossile et sa présence est douteuse à Biskra (Gauthier, 1934) où Anderson (1925) l'avait signalé, voyant dans cette localité le passage des gîtes du Maroc à ceux de la Tunisie.

Tunisie. — Les Bulins sont connus dans quelques points du Nord mais c'est surtout dans le Sud Tunisien qu'existent de nombreuses stations, dans la région des Chotts et le Nefzaoua (Anderson 1923, Bousquet 1930, Callot 1935, Seurat 1936). D'après les documents que j'ai pu recueillir, le type aphallique est le plus fréquent dans les gîtes tunisiens surtout dans le Sud.

Les échantillons que je dois au Dr J. Callot, rapportés de *Bechelli* et de *Rhamat*, ne contenaient que 17 *B* dans le premier cas et dans le second 10 *B* et un individu possédant seulement la gaine musculeuse.

Le Professeur L. Seurat m'a envoyé plusieurs lots de Bulins conservés, récoltés au cours de prospections successives dans la région de *Matmata*, dans une mare permanente « guelta » de l'*Oued Djir* (Seurat, 1936), dont voici les recensements :

Octobre 1935. . .	83 Bulins	4 *A*	79 *B*	soit 4,82 o/o de *A*
Novembre 1935 . .	100 »	6 »	94 »	6 o/o » »
Juin 1936. . . .	114 »	5 »	109 »	4,31 o/o » »
Octobre 1936. . .	214 »	4 »	210 »	1,86 o/o » »
Total . . .	511 Bulins	19 *A*	492 *B*	3,71 o/o de *A*

De *Gafsa*, le Dr Gobert m'a fait parvenir une importante récolte : 419 individus dont 33 *A* et 385 *B*, soit 7,89 o/o de *A* et un exemplaire adulte, dont la gaine était bien constituée mais le pénis absent.

Parmi les échantillons, provenant du Sud Tunisien, je dois aussi au Dr Anderson un lot de Bulins de *Tozeur* comprenant : 56 individus dont 11 *A* et 45 *B*, soit 19,64 o/o de *A*.

Le Professeur L. Seurat m'a encore envoyé une récolte effectuée au Nord, dans l'*Oued Mornaghia* (Cap Bon), en juin 1936, où j'ai reconnu sur 100 individus disséqués : 15 *A* et 85 *B*, soit 15 o/o de *A*.

Tous les Bulins reçus de Tunisie appartenaient au type tacheté sauf un exemplaire de *Bechelli*, bien conservé, et ne portant pas trace de desquamation épithéliale qui aurait pu faire disparaître les cellules pigmentées, comme cela se produit quelquefois. Dans les collections importantes, reçues de l'Oued Djir et de Gafsa, existaient des individus de très grande taille (*major*), dont la coquille présentait dans certains cas une élongation remarquable de la spire.

Méditerranée orientale. — Le Professeur E. Brumpt m'a confié deux lots provenant du bassin oriental de la Méditerranée :

Le premier, récolté en *Crète* (dans la rivière Gazano près de Candie), contenait 35 individus tous aphalliques et tachetés.

Le deuxième, récolté en *Grèce* (au sud du Péloponèse, dans la région de Kalamata), était composé de 14 *A* et 74 *B*, soit 15,99 o/o de *A*.

Mésopotamie. — J'ai pu examiner 4 Bulins tachetés, provenant des environs de *Bagdad*, rapportés par le Professeur E. Brumpt ; deux étaient du type euphallique et deux du type aphallique, quantité trop faible pour en tirer d'autre conclusion que celle de l'existence dans cette région de l'anomalie qui nous occupe.

Tableau VI. — *Statistique de l'aphallie dans les populations de* Bulinus contortus.

Lieu de récolte			Sujets étudiés				o/o A
			Total	A	B	?	
Corse	Ajaccio	Pr E Brumpt . .	79	43	30	6	56,57
	Porto Vecchio	» . .	21	2	19		9,52
	»	Dr Desportes . .	40	3	37		7,50
Maroc	**Marrakech**	Dr L. Brimont. .	246	182	64		**73,98**
Algérie	Hoggar	Pr L. Seurat . .	35		35		0
Tunisie	Bechelli	Dr J. Callot . .	17		17		0
	Rhamat	» . .	11		10	1	0
	Matmata	Pr L. Seurat . .	511	19	492		3,71
	Gafsa	Dr Gobert. . .	419	33	385	1	7,89
	Tozeur	Dr Anderson . .	56	11	45		19,64
	Cap Bon	Pr L. Seurat. .	100	15	85		15
Egypte	**Le Caire**	Dr W. Charobim	450	446	1	3	**99,77**
	El Marg	Dr L. van den Berghe.	146	143	3		97,94
Crète	Candie	Pr E. Brumpt. .	35		35		0
Grèce	Kalamata	» . .	88	14	74		15,99
Sénégal	**Dakar**	Dr C. et M. Mathis	839	11	828		**1,31**
Afrique Australe	Orange	Pr E. Brumpt. .	4	4			+
Mésopotamie	Bagdad	» . .	4	2	2		+
	Total.		3.101			11	

Afrique australe. — Enfin, dans les collections du Laboratoire de Parasitologie, se trouvaient des Pulmonés récoltés en 1923 dans la *Riet River* (affluent du Vaal, état d'Orange), dont 4 Bulins du type *A*. Watson n'a pas observé non plus de cas d'aphallie parmi les quelques échantillons de *Bulinus contortus* et *tropicus*, originaires de l'Afrique Orientale Portugaise, qu'il a examinés (1). Peut-être s'agit-il de populations euphalliques dans ces régions.

Conclusions.

L'ensemble de ces données statistiques, résumées dans le tableau VI, conduit aux conclusions suivantes :

1° *Présence générale d'individus aphalliques mais en proportions variables suivant les localités.* — Peut-on considérer les régions comme l'Egypte et l'Afrique Australe, à cause de leur forte proportion d'individus *A* ayant conservé le type euphallique ancestral, comme le centre de dispersion de l'espèce, à partir duquel se seraient constituées des populations contenant des mutants aphalliques en proportion croissante avec l'éloignement? Les éléments que je possède sont encore trop disparates pour que l'on puisse tenter un groupement géographique des populations d'après leur composition. D'ailleurs les différences qui existent en Corse par exemple, entre deux stations rapprochées, permettent de supposer que ce regroupement serait impossible à réaliser, même en disposant de données moins fragmentaires.

2° *Existence de populations aphalliques* dans lesquelles l'espèce doit se multiplier uniquement par autofécondation, chaque individu se trouvant dans un isolement génétique complet.

3° *Netteté des caractères qui séparent les deux types phalliques.* — Les individus « indéterminés », extrêmement rares, ne présentent pas un développement intermédiaire de l'appareil copulateur, mais possèdent seulement une partie de cet appareil : la gaine qui est quelquefois de taille et de structure normales, mais la poche et le pénis sont absents.

(1) Renseignement que l'auteur a bien voulu me fournir.

II. — Origine embryologique du dimorphisme génital de *Bulinus contortus*.

J'ai entrepris l'étude du développement de l'appareil génital de *Bulinus contortus* pour comparer la morphogenèse des deux types précédemment décrits à l'état adulte.

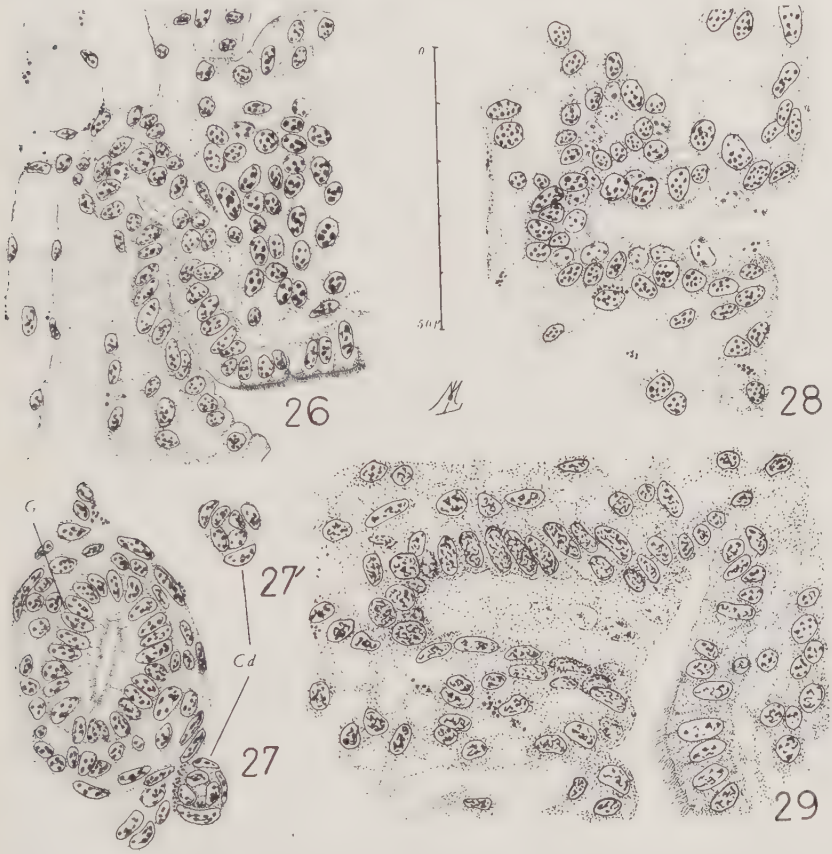
Les travaux relatifs à l'embryologie des Basommatophores sont peu nombreux et anciens. Eisig (1869), Rabl (1875), Rouzaud (1885) ont observé quelques stades du développement de l'appareil génital sur des préparations totales et Klotz (1889) a donné une bonne description de l'évolution des ébauches chez *Limnæa ovata* d'après des coupes sériées. Depuis lors, à part quelques recherches sur le lignage cellulaire, l'embryologie des formes aquatiques a été négligée jusqu'à l'étude récente de Bloch (1938) sur l'organogénèse de l'appareil digestif. Au contraire, le développement des Limacidés a fait l'objet de plusieurs travaux (Hoffmann 1922, Richter 1935, en particulier).

D'après mes observations, au moment où ils éclosent, les jeunes Bulins ont une organisation encore très incomplète. Le tube digestif est fonctionnel, mais la place de la glande hépatique est encore en grande partie occupée par de volumineuses cellules albuminifères. L'appareil génital se compose de trois ébauches : celle de la gonade, à l'extrémité de la spire, celle des voies efférentes, formant un tube unique sans communication avec l'extérieur, située sous le plancher de la cavité pulmonaire, et celle de l'appareil copulateur, isolée, près du tentacule gauche. L'évolution des deux premières ébauches ne nous retiendra guère ici ; c'est du sort de la troisième que dépendent les caractères phalliques.

Je fus surpris d'abord de constater la présence d'une ébauche péniale dans tous les jeunes récemment éclos que j'étudiais, et de ne pouvoir, par conséquent, distinguer dès l'éclosion les futurs individus *A* ou *B*. Afin de comparer des jeunes de potentialité connue, j'ai choisi mon matériel dans la descendance de parents sélectionnés, donnant soit une forte majorité de *A*, soit presque uniquement des *B*, après avoir obtenu les lignées de caractère opposé dont je parlerai plus loin.

A. — *Ebauche de l'appareil copulateur.*

Chez les individus A, au moment de l'éclosion, l'ébauche de l'appareil copulateur est constituée par une petite invagination



Ebauches de l'appareil copulateur : fig. 26, Coupe transversale d'un individu *A* venant d'éclore, intéressant l'invagination ectodermique ; — fig. 27, Coupe transversale de l'ébauche tubulaire d'un individu *A* de 2 mm. 5 (*cd.* ébauche du canal déférent dans la cavité générale et dans la paroi du corps : fig. 27') ; — fig. 28, Ebauche de l'appareil copulateur chez un individu *B* de 2 mm. ; — fig. 29, Ebauche involuée chez un individu *B* de 4 mm. [× 750].

ectodermique située sous le bord inférieur de l'expansion rhinophorique, en arrière du tentacule gauche. Grâce à sa localisation

précise, on peut la retrouver facilement, aucune formation symétrique ne se rencontre du côté droit.

La figure 26 représente une coupe qui intéresse l'ébauche dans toute sa longueur, chez un jeune Bulin *A* d'Egypte, récemment éclos. On distingue à droite, au-dessus d'un épithélium fortement cilié, le gros amas de cellules ganglionnaires où vient se terminer le nerf rhinophorique, et, dans l'épaisseur de la paroi du corps, entre les couches musculaires, l'invagination ectodermique profonde de 40 μ environ. Il ne s'agit pas d'un simple repli des téguments mais d'une invagination tubulaire bien localisée, dont la cavité, dans le cas de la figure 26, se rencontrait sur une seule coupe de 7 μ. La disposition tubulaire de l'ébauche est du reste bien visible sur des coupes qui la sectionnent transversalement. La cavité se termine en cul-de-sac et communique avec l'extérieur par le futur pore mâle. Ses parois, en rapport avec l'épiderme, sont entourées extérieurement de quelques éléments mésenchymateux.

Eisig (1869) a découvert chez *Limnæa auricularia* (1), l'ébauche péniale séparée, qu'il décrivait comme un petit massif plein. Rabl (1875) fait remonter l'origine de l'appareil génital des *Planorbidæ* à la période postembryonnaire et admet que la séparation des orifices mâle et femelle résulte de la subdivision d'une ébauche unique. Cette idée a été reprise par Rouzaud (1885) qui faisait dériver l'appareil génital des Basommatophores d'un « bourgeon primitif », comme chez *Helix*. Klotz (1889), en étudiant sur coupe des embryons de *Limnæa ovata*, trouve du côté droit une invagination ectodermique, séparée du reste du tractus génital qui correspond parfaitement à celle de *Bulinus contortus*.

Chez les individus B, appartenant à ma lignée β de Marrakech, on trouve également dès l'éclosion, une invagination semblable à celle que j'ai décrite pour un jeune *A*. A la suite de comparaisons répétées j'ai pu constater que cette ébauche de l'appareil copulateur est en moyenne, un peu moins développée que chez les individus *A*.

Il n'est pas nécessaire de remonter à la période embryonnaire précédant l'éclosion, pour rechercher l'origine du dimorphisme. C'est en effet pendant la croissance qu'il s'établit, suivant l'évolution que subit l'ébauche péniale.

(1) Il s'agissait en réalité de *Limnæa limosa* (= *ovata*) d'après l'anatomie de l'appareil génital dont Roszkowski (1914) a montré la valeur comme critérium spécifique.

B. — *Morphogenèse de l'appareil copulateur chez les individus A.*

Le développement de l'appareil copulateur est rapide chez les individus du type *A*.

La fréquence des mitoses dans l'épithélium invaginé et dans les cellules indifférenciées voisines, révèle une morphogenèse active. En s'approfondissant, l'invagination ne tarde pas à traverser la paroi du corps, entre les faisceaux musculaires, et à faire saillie dans la cavité générale, en repoussant la couche mésenchymateuse pigmentée qui la tapisse. L'ébauche forme ainsi un tube communiquant avec l'extérieur par l'orifice d'invagination; l'extrémité apicale se termine en cæcum.

La figure 27 représente une section transversale de ce tube chez un individu mesurant 2 mm. 5. L'épithélium interne unistratifié, en continuité avec l'épiderme, est entouré d'un tissu indifférencié. L'ensemble est limité par une mince enveloppe conjonctive et mesure 30 à 40 μ de diamètre. Cette structure est d'abord uniforme sur toute la longueur de l'ébauche, longée par un cordon cellulaire plein (*Cd*) correspondant au futur canal déférent. Dans la paroi du corps on peut suivre ce cordon (fig. 27′) qui relie l'appareil copulateur au reste du tractus génital.

Le tissu indifférencié qui entoure l'épithélium interne s'épaissit, surtout vers l'extrémité apicale, à mesure que l'ébauche s'allonge. Elle est ainsi composée de deux parties, de calibre différent, visibles au binoculaire sur le vivant, par transparence, lorsque l'animal atteint 3 millimètres environ. La partie la plus étroite, aboutissant au pore mâle, correspond à la gaine; la partie renflée, libre dans la cavité générale, subit une délamination au sein des couches périphériques, qui isole le tube pénial des parois de la poche du pénis.

Les transformations ultérieures, qui conduiront à la formation des différentes parties, sont faciles à comprendre en examinant les figures 30 à 34 correspondant à quatre sections transversales de l'organe copulateur d'un jeune Bulin de 4 millimètres, échelonnées à différents niveaux.

La première intéresse la gaine (fig. 30) qui présente déjà l'indication des deux piliers saillants dans la cavité (*g*) élargie. A son extrémité apicale, un étranglement s'est produit et le tube pénial, à

lumière très étroite, forme une légère papille comme l'indique le schéma de la figure 34. La deuxième coupe (fig. 31) correspond à cette région, elle est oblique suivant le tracé x y, et intéresse à la fois la fin de la cavité de la gaine (g) et la cavité de la poche (p apparue par délamination. Ces deux cavités ne communiquent pas

Différenciation des régions de l'appareil copulateur d'un Bulin *A* de 4 mm. : fig. 30, Coupe transversale au niveau de la gaine ; — fig. 31, Jonction entre gaine et poche du pénis (coupe oblique) ; — fig. 32, Coupe transversale du col ; — fig. 33, Coupe transversale de la poche du pénis ; — fig. 34, Schéma explicatif de la coupe 31.

G. gaine, *g.* cavité de la gaine, *Pe.* tube pénial, *Pp.* poche du pénis, *p.* cavité annulaire de la poche du pénis. [× 400].

entre elles. La troisième coupe (fig. 32) est située au niveau du col, dont les assises périphériques ont déjà pris une disposition circulaire. Le tube pénial (*Pe*) est libre et étroit. La quatrième coupe (fig. 33) correspond à la partie dilatée de la poche dont les parois sont minces. Au centre le tube pénial est élargi et son épithélium dessine déjà de nombreux replis, ébauchant les papilles caractéristiques de cette région.

Eisig et Klotz ont suivi chez la Limnée la morphogenèse de l'appareil copulateur qui se différencie également, dans le sens longitudinal, en deux parties de calibre différent pour donner la gaine et la poche. A l'intérieur de cette dernière, un massif cellulaire central, qui est l'ébauche du stylet copulateur, s'isole complètement par délamination, et n'est plus relié qu'au fond de la poche où aboutit le canal déférent. D'après Klotz ce massif s'allonge et se creuse progressivement d'une lumière à partir de son extrémité distale libre. Chez *Bulinus contortus*, la cavité de la poche se forme par un décollement annulaire localisé, laissant le tube pénial, ouvert dès l'origine, en relation non seulement avec le fond de la poche, mais encore avec l'extrémité de la gaine. La persistance de cette dernière liaison caractérise la morphogenèse de l'appareil copulateur spécial que je viens de décrire et entraîne les particularités de son fonctionnement.

C. — *Involution de l'ébauche de l'appareil copulateur chez les individus B.*

Chez les individus de type *B*, l'ébauche péniale, présente au moment de l'éclosion, ne se développe pas. En examinant des animaux de taille croissante, on trouve, comme chez les jeunes, une petite dépression localisée au niveau du pore mâle.

La figure 28 (p. 103) représente cette ébauche chez un Bulin mesurant 2 millimètres. Cette invagination est encore incluse dans l'épaisseur de la paroi du corps; elle est constituée par une enveloppe cellulaire, dont les éléments sont irrégulièrement disposés, en continuité avec l'épiderme et entourée de quelques cellules mésenchymateuses. Dans les jeunes *A* de même taille et de même âge, une longue ébauche tubulaire est déjà formée qui fait saillie dans la cavité générale. La différence s'accentue si l'on examine des animaux de plus en plus âgés.

La figure 29 est relative à un individu *B* de 4 millimètres. A cette taille, comme nous l'avons vu, la morphogenèse des différentes parties de l'appareil copulateur est terminée chez les *A*. Ici, l'invagination, intéressée par une seule coupe de 10 μ en partie rasante, débouche au fond d'un repli formé par la base du tentacule rabattu, à droite de la figure. Aucun développement n'a eu lieu ; l'épithélium irrégulier est noyé dans les tissus de la paroi du corps

qui ne présente aucune différenciation spéciale dans cette région.

La comparaison des figures 26, 28 et 29, toutes à la même échelle, montre bien cette involution de l'ébauche péniale chez les individus *B*.

Pendant que l'épaisseur de la paroi du corps augmente, l'arrêt du développement de l'invagination en profondeur et l'élargissement de sa cavité tendent à régulariser la surface du corps et à faire disparaître toute dépression. Chez certains adultes du type *B*, on peut trouver encore, en arrière du tentacule gauche, un petit amas cellulaire vestigial, mais dans plusieurs cas l'étude histologique attentive de la région ne m'a pas permis de rencontrer la moindre trace de l'ébauche.

D. — *Morphogenèse des voies efférentes.*

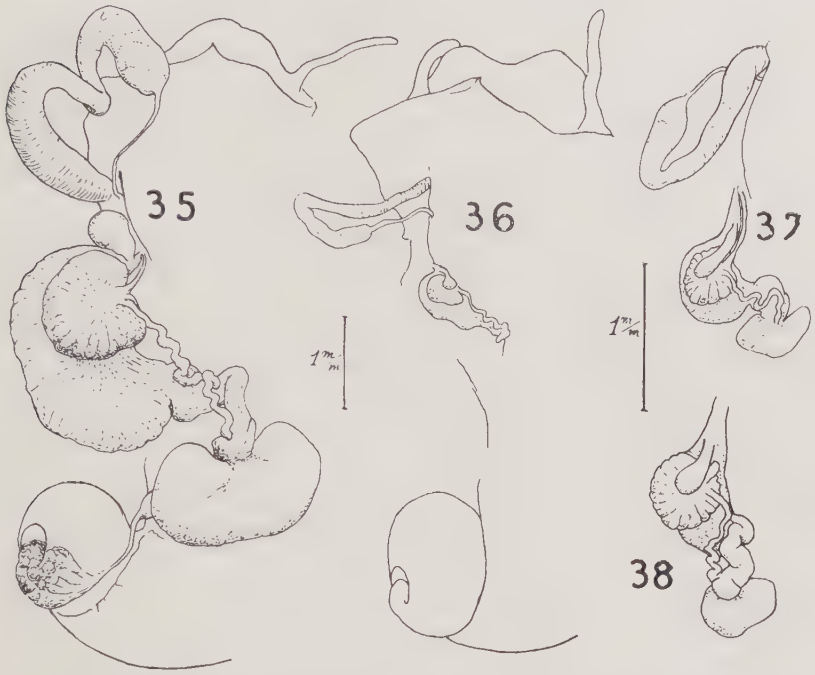
L'ébauche des voies efférentes est séparée de celle de l'appareil copulateur chez les Basommatophores. J'ai en effet vainement cherché sur les coupes sériées de Bulins, fixés au moment de l'éclosion, l'indication du canal déférent qui les unira plus tard, chez les individus *A*. On trouve, sous le plancher de la cavité pulmonaire, un tube clos à ses deux extrémités effilées, le spermoviducte embryonnaire. L'une de ces extrémités se termine en un cordon cellulaire très ténu qui s'insinue le long du muscle columellaire vers la gonade ; l'autre est dirigée dans le sens céphalique et vers le côté gauche du corps, mais n'est pas abouchée à l'ectoderme.

Chez les individus *A*, mesurant entre 1,5 et 2 millimètres, le prolongement céphalique atteint l'appareil copulateur sous forme de cordon plein dont les sections (fig. 27′) se rencontrent dans l'épaisseur de la paroi du corps sur les coupes transversales successives. La cavité se creuse ensuite, d'arrière en avant, c'est-à-dire à partir de l'ébauche du spermoviducte primitif.

Chez les individus *B* de même taille, on trouve également un cordon, et dans certains cas, on peut le suivre sur les coupes sériées jusqu'aux cellules mésenchymateuses entourant l'invagination rudimentaire de l'ébauche mâle. Mais, tandis que chez les individus *A*, ce cordon continu se transforme en canal et devient de plus en plus important, chez les *B*, il ne se développe pas et, par suite de l'allongement du corps du Mollusque, il s'étend de moins en moins loin vers l'avant chez les individus de taille croissante. Il donne

ainsi l'impression de régresser à partir de l'extrémité céphalique.

L'évolution du spermoviducte est parallèle chez les individus des deux types. Cette ébauche tubulaire, d'abord unique et close, vient déboucher secondairement au pore femelle par l'intermédiaire du vagin, qui apparaît comme une ramification latérale. Par



Développement de l'appareil génital de *Bulinus contortus* : fig. 35, Individu *A* adulte de 7 mm. (Le Caire) indemne ; — fig. 36, Réduction totale de l'appareil génital chez un individu de même taille et de même origine infesté par les Trématodes ; — fig. 37, Proportions relatives des organes au cours du développement chez un individu *A* immature, de 5 mm. ; — fig. 38, Chez un individu *B* dans les mêmes conditions, noter le développement de la prostate [fig. 35, 36 × 12 ; fig. 37, 38 × 20].

un processus de scission longitudinale, commençant par l'extrémité distale, antérieure, du tractus génital, les voies mâle et femelle se séparent pendant que les glandes annexes se forment par évagination.

Jusqu'à la taille de 5 millimètres, les jeunes des deux types ne se distinguent, en ce qui concerne la morphogenèse des voies efférentes, que par l'état de réduction du canal déférent chez les *B*.

Le développement de la prostate est équivalent. J'en donne un exemple dans les figures 37 et 38, empruntées à une série de dessins effectués à la chambre claire, en vue de comparer le développement des différents organes, d'après des dissections de Bulins de taille croissante. Il s'agit de deux individus de type différent mais de même taille (5 mm.) et de même âge.

Dans le type *A* (fig. 37), on remarque l'importance prépondérante de l'appareil copulateur, qui constitue, avant la maturité génitale, la partie la plus volumineuse des organes reproducteurs. Ce développement précoce, général chez les Basommatophores, est souvent considéré d'une façon inexacte, comme une manifestation de protandrie.

Dans le type *B* (fig. 38), on constate le développement simultané de l'utérus et de la prostate dont les proportions relatives sont comparables à celles des jeunes *A*. Mais ici, l'avortement du canal déférent est bien net et son amorce n'est indiquée que par un cæcum. Le dimorphisme des glandes prostatiques ne s'établit pas au cours de la morphogenèse mais au moment de leur différenciation histologique qui précède l'entrée en activité des cellules sécrétrices, à l'approche de la maturité génitale. Cette différenciation se produit chez les individus *A* et les acini se multiplient, alors que la régression, consécutive à l'absence de fonctionnement, s'accentue avec l'âge chez les individus *B* dont l'organe devient un rudiment méconnaissable. Il en est de même pour le spermiducte.

La morphogenèse de la gonade est comparable dans les deux types et la gamétogenèse est très précoce ; on trouve déjà des spermatozoïdes formés dans le canal hermaphrodite, alors que les voies efférentes sont incomplètement individualisées.

Conclusions.

Au point de vue embryologique, l'aphallie apparaît donc comme une anomalie résultant de l'avortement de l'ébauche isolée de l'appareil copulateur, dès la fin de la période embryonnaire. Elle est congénitale. Mais l'inhibition, qui arrête le développement de la voie mâle, se fait sentir à une époque de moins en moins précoce dans les différentes sections successives, comme si son influence s'étendait, à partir de l'extrémité céphalique, à l'ébauche péniale en premier lieu, au canal déférent ensuite, puis à la prostate et enfin

au spermiducte. Il en résulte que les individus des deux types, morphologiquement semblables à l'éclosion, voient leurs caractères distinctifs s'accentuer au cours du développement.

III. — Aphallie chez les Pulmonés.

Les données statistiques et embryologiques montrent que chez *Bulinus* l'aphallie ne correspond pas à un stade transitoire, précédant ou suivant un stade fonctionnel mâle. Elle ne peut être comparée à la régression du pénis qui se produit au cours du cycle de certains Prosobranches (*Capulidæ*, *Calyptræidæ*), dont le changement de sexe est une des manifestations les plus intéressantes de l'hermaphrodisme chez les Mollusques.

Il ne s'agit pas non plus d'une influence parasitaire entraînant l'atrophie de l'appareil copulateur. Chez les Pulmonés, une infestation sévère et précoce par les larves de Trématodes détermine la castration (1) et inhibe le développement de l'ensemble de l'appareil génital. Garnault (1889) et Chalaux (1935) l'ont observé pour *Helix aspersa*, Wesenberg-Lund (1931) pour *Succinea*. J'ai fait une constatation semblable à propos de quelques Bulins parasités. J'ai représenté pour en donner un exemple, deux individus originaires du Caire, de taille moyenne et identique (7 mm.), dont l'un est indemne (fig. 35) et l'autre parasité (fig. 36). Chez ce dernier, l'ensemble de l'appareil génital a conservé, à la taille adulte, un état juvénile, où toutes les parties sont anatomiquement distinctes mais physiologiquement indifférenciées. L'appareil copulateur est même relativement plus développé que les organes glandulaires et ne paraît pas présenter de sensibilité particulière. Cette indépendance se manifeste aussi dans les cas d'absence de gonade (castration naturelle?) signalés par Boulenger (1914) et Geigy (1925) chez

(1) L'atrophie de la gonade, sous l'influence de l'infestation parasitaire, a été signalée chez de nombreux Mollusques (Pelseneer 1906, Sewell 1920, Hurst 1927, Wesenberg-Lund 1931, Linke 1933, Ch. Pérez 1936, Rotschild 1935, mais l'influence sur le reste du tractus génital a été peu étudiée. Cependant la régression du pénis, consécutive à l'atrophie saisonnière de la gonade ou à la castration parasitaire, suggère à Linke (1933, 1934) et à Ankel (1936) l'idée intéressante d'une corrélation hormonique entre la gonade et l'organe copulateur chez les mâles de certains Prosobranches.

des *Helix pomatia* dont l'appareil génital était réduit aux parties mâles.

L'aphallie provient de l'involution précoce de l'ébauche particulière de l'appareil copulateur, les parties femelles du tractus génital et la gonade atteignent un développement fonctionnel. Cette anomalie est très répandue chez *Bulinus contortus*. Les renseignements recueillis jusqu'ici sur l'anatomie des formes voisines n'indiquent pas son existence, mais ils sont trop fragmentaires pour soutenir une conclusion négative.

Par contre, on trouve dans la bibliographie relative à la tératologie ou à la systématique fondée sur l'anatomie des *genitalia*, des descriptions d'anomalies qui présentent les caractéristiques de celle que je viens de signaler pour *Bulinus contortus*. C'est une des raisons qui m'ont poussé à poursuivre cette étude sur un matériel s'élevant assez rapidement.

Pelseneer (1896) citait déjà quelques exemples d'aphallie à l'appui de sa conception sur la nature secondaire de l'hermaphrodisme qui, chez les Mollusques, serait greffé sur le sexe femelle. Il faisait remarquer que, lorsqu'un individu plus ou moins unisexué apparaissait accidentellement dans une espèce normalement hermaphrodite, il présentait le plus souvent la structure femelle fondamentale. D'après les revues de Hofmann (1912) et de Pelseneer (1920, p. 222), les organes mâles sont en effet le siège d'anomalies plus fréquentes que les organes femelles, peut-être à cause de leur grande complexité. On connaît des cas de duplication ou de triplication du pénis. L'absence de l'appareil copulateur, ou des parties mâles a été signalé chez certaines espèces de Pulmonés.

Wiegmann (1878) signale un exemplaire de *Pupa muscorum* incubant plusieurs jeunes, dont l'appareil mâle était réduit au point que l'animal n'était plus qu'une femelle fonctionnellement. Collinge (1893) a trouvé, parmi des centaines d'individus disséqués, un *Arion intermedius* et un *Helix aspersa* sans parties mâles. Blanc (1912) signale la même anomalie pour *Helix pomatia* et Plate pour un *Oncidium palænse* (Simroth 1912, p. 512). Enfin Pelseneer (1920, p. 227) figure une malformation rencontrée chez *Physa fontinalis*, qui consiste en l'absence de la gaine exsertile, la poche du pénis débouchant directement à l'orifice mâle.

Whitfield (1882) a obtenu, après quatre générations en élevage

confiné, quelques *Limnæa megasoma* stériles et naines chez lesquelles, seuls, les organes femelles persistaient. L'absence d'appareil copulateur est la seule anomalie importante des parties molles que Boycott et Diver (1930, p. 90) aient observée chez des *Limnæa peregra* adultes ; 17 exemplaires sur 290 disséqués dont la plupart avaient déposé des œufs par autofécondation. J'ai rencontré quelques-uns de ces individus aphalliques dans un élevage de *Limnæa peregra* « albinos » que j'ai entrepris à partir d'une souche aimablement offerte par le Professeur A. E. Boycott, que je suis heureux de pouvoir remercier ici.

J'ai trouvé également, dans un lot de Mollusques récoltés au Caire (Bassin de l'Université, Abbassieh) par le Docteur W. Charobim, plusieurs *Physa subopaca* à organes génitaux anormaux, au sujet desquels j'ai publié (1937) une courte étude, accompagnée de figures détaillées. Sur 37 individus disséqués, 7 étaient aphalliques et 12 ne possédaient qu'une partie de la gaine, la poche et le pénis faisant défaut.

L'anomalie qui nous occupe, caractérisée par l'absence complète d'appareil copulateur, se présente donc avec une certaine fréquence chez trois Basommatophores au moins : *Bulinus contortus*, *Physa subopaca*, *Limnæa peregra*. Il faut cependant signaler entre ces trois espèces quelques petites différences de détail. Chez les Bulins du type *B*, le canal déférent se termine en cul-de-sac et la prostate est tout à fait réduite. Dans les exemplaires de *Physa subopaca* que j'ai observés, la prostate, avec ses digitations, est au contraire normalement développée, mais le canal déférent qui en émane se termine en cæcum effilé. Chez les *Limnæa peregra*, la prostate est normale et le canal déférent s'étend, comme d'habitude, jusqu'à la paroi droite du corps, mais il se perd dans les tissus sans déboucher à l'extérieur, chez les individus dépourvus d'appareil copulateur. Dans tous les cas, le reste de l'appareil génital, glande hermaphrodite et voies femelles, ne présente rien de particulier ; il fonctionne parfaitement chez *Bulinus contortus* et *Limnæa peregra* et il est vraisemblable que chez les Physes d'Egypte, dont je n'ai étudié que des exemplaires conservés, il en était de même. J'ajouterai que ces trois cas d'aphallie sont les seuls que j'ai observés au cours de très nombreuses dissections de Pulmonés fluviatiles de diverses espèces indigènes ou exotiques.

Chez les Stylommatophores, l'aphallie paraît tout à fait excep-

tionnelle dans les quelques cas tératologiques que j'ai énumérés plus haut, bien que certaines espèces, comme *Helix pomatia* et *aspersa*, soient utilisées en grand comme matériel classique de dissection, mais l'absence ou la réduction du pénis est au contraire fréquente chez d'autres formes.

Simroth (1912) rappelle l'anatomie curieuse des *Plutonia* des Açores, qu'il a décrite en 1891, dont le canal déférent aboutit à un rudiment sans fonction (?), annexé à l'atrium, et certains cas individuels de réduction du pénis chez *Vitrina lamarcki* des Canaries. Boycott (1917) parle d'absence du pénis chez quelques spécimens de *Punctum pygmæum*. D'après Bœttger (1931), Cooke et Neal ont également signalé la fréquence de l'aphallie chez *Pupoidopsis hawaïensis*.

La famille des *Valloniidæ* est particulièrement intéressante en ce qui concerne l'aphallie. Boycott (1917) et Steenberg (1918) constatent l'absence générale du pénis chez les individus adultes d'*Acanthinula (Spermodæa) lamellata*. Selon Steenberg l'espèce voisine *A. aculeata* et *Vallonia costata* ne présenteraient pas, au Danemark, d'anomalie semblable, mais chez ces espèces, les parties mâles se développeraient plus tard que l'oviducte, en automne. Cependant, en Angleterre, Boycott trouve 11 exemplaires aphalliques adultes sur 20 *A. aculeata* et Watson (1920) 42 exemplaires aphalliques sur 45 *Vallonia costata*. Il s'agit peut-être ici de races locales différant par la fréquence des anomalies, comme *Bulinus* en fournit l'exemple. Le dernier auteur a encore examiné des *Vallonia pulchella* et *V. excentrica* d'Angleterre, dont tous les individus disséqués (respectivement 31 et 22) étaient dépourvus d'organe mâle. Dans tous les cas, l'ouverture génitale ne correspondait qu'au vagin et les voies mâles rudimentaires étaient indiquées seulement par quelques replis prostatiques, au sommet du spermoviducte, donnant naissance à un vestige plus ou moins long de canal déférent aveugle.

Des cas analogues se rencontrent chez certains *Vertiginidæ*. J'extrais les données suivantes du mémoire de Watson (1923) : *Vertigo moulinsiana*, 7 aphalliques sur 12 examinés. *V. alpestris* au moins 5 aphalliques sur 7. *V. substriata*, 5 et *V. pusilla* 17, tous aphalliques. *Truncatellina britannica*, 12 aphalliques sur 15 disséqués. D'autres espèces voisines (*V. antivertigo*, *V. pygmæa*, *Columella edentula*) ne présentaient pas d'anomalie. Watson n'a

trouvé aucun cas intermédiaire, et, dans les espèces dimorphes, les exemplaires des deux types se rencontraient côte à côte. Les espèces aphalliques sont parmi les plus répandues et leur reproduction doit se faire uniquement par autofécondation.

L'existence d'un dimorphisme génital est connue également chez *Zonitoïdes nitidus* dont certains individus, de taille adulte, ont un appareil copulateur rudimentaire. Watson (1934) a créé le terme d' « hémiphallie » pour distinguer ce cas de l'aphallie totale. La partie mâle du spermoviducte est indifférenciée, le pénis et la poche du dard sont à l'état d'ébauches et le dard est absent. Ici encore, les deux types sont nettement tranchés. Sur 170 animaux matures, disséqués par Watson, 135 étaient du type hémiphallique. Un dimorphisme analogue existe chez *Zonitoïdes excavatus* (Watson, 1934) et sans doute aussi chez certaines espèces du genre américain *Striatura* d'après Baker (1930). Cet auteur y voit la manifestation d'une tendance vers la diœcie. Thiele (1931, p. 594) pense qu'il s'agit de stades successifs du développement, mais l'absence d'états intermédiaires est peu favorable à cette interprétation, bien que les individus euphalliques soient, en moyenne, un peu plus gros et plus fréquents dans les récoltes d'automne que dans celles du printemps. Watson (1934) se demande s'il s'agit de deux types génétiquement distincts dont les périodes de reproduction diffèrent, ou si l'alternative du dimorphisme est tranchée au début du développement par les facteurs externes agissant sur les jeunes. Ces hypothèses n'ont pas été analysées expérimentalement; la seconde est sans doute suggérée par certaines particularités du développement de l'appareil génital d'un Limacidé connu également pour son aphallie : *Agriolimax* (*Deroceras*) *lævis*.

En Europe, *Agriolimax lævis* présente en général une structure hermaphrodite normale. Cependant Simroth (1885) avait trouvé près de Leipzig trois exemplaires qu'il qualifie de purement femelles « rein weiblich ». La glande hermaphrodite était petite, mais le spermoviducte normalement développé; le pénis et le canal déférent manquaient totalement. En étudiant des jeunes de cette même espèce Simroth remarqua que le développement des organes femelles était plus précoce que celui des organes mâles et attribua l'existence des individus anormaux qu'il avait rencontrés, à l'exagération de ce processus. Un peu plus tard, Babor (1894) décrivait chez *Agriolimax lævis* (et deux autres espèces : *Limax maximus* et *L. tenel-*

lus) un cycle sexuel protogynique tout à fait aberrant. Chez les Limaciens en général, et le fait a été reconnu pour *L. maximus* également, les parties mâles présentent une différenciation précoce (Künkel 1916, Hoffmann 1922, Richter 1935).

Récemment, Rosenwald (1927) a montré expérimentalement que le développement d'*Agriolimax lævis* peut être modifié par les conditions de milieu que rencontrent les jeunes à l'éclosion. L'élevage en milieu humide donne des animaux bien typiques, de teinte foncée, dont le manteau recouvre la moitié du corps. La glande hermaphrodite est petite, les parties femelles se développent les premières et les jeunes sont susceptibles de pondre bien avant que les parties mâles n'aient atteint leur état fonctionnel. En milieu sec les organes mâles se développent plus vite et atteignent leur différenciation complète alors que le réceptacle et l'oviducte sont encore rudimentaires. En même temps, l'animal, grêle et de teinte pâle, dont le manteau ne couvre qu'un tiers du corps environ, a l'aspect de l'espèce voisine *A. agrestis* (1).

On conçoit que dans la nature, puissent se réaliser accidentellement des formes aphalliques, hermaphrodites, ou à prédominance mâle correspondant aux étapes de la métamorphose sexuelle décrite par Babor. En est-il de même pour les individus adultes purement femelles trouvés par Simroth ?

D'autre part, d'après la revue que Bœttger a consacrée à la répartition géographique d'*Agriolimax lævis*, cette espèce, d'origine européenne, aurait largement débordé les zones où l'homme l'a importée avec ses cultures, alors que d'autres espèces terrestres, dont *A. agrestis*, sont restées localisées.

Cette remarquable faculté de dispersion tient au mode de reproduction d'*Agriolimax lævis*. Dans les zones d'extension, l'espèce

(1) *Agriolimax lævis* fréquente justement les biotopes moins humides qu'*A. agrestis* dont la variabilité a sans doute donné lieu à des confusions. Les caractères de pigmentation et l'étendue du manteau ne sont point les seuls qui permettent de distinguer ces deux formes. Simroth, dès 1885, insistait sur les caractères tirés de l'anatomie du pénis et de ses annexes en particulier. Babor (1929), à la suite d'expériences d'élevage à la lumière ultraviolette aurait obtenu la transformation d'une espèce dans l'autre et les considère comme indistinctes. Bœttger (1931) pense qu'il s'agit seulement de convergence. L'existence de ces deux types voisins dont l'un tend vers la protogynie, l'autre vers la protandrie soulève un intéressant problème spécifique.

serait représentée par une forme sans pénis ou à organe mâle extrêmement réduit et inapte à fonctionner, qui se reproduirait uniquement par autofécondation. En effet, de nombreuses espèces d'*Agriolimax* exotiques ont été décrites comme *Limax brasiliensis*, *L. stenurus*, etc. (Cf. Bœttger, 1931, p. 260) et qui présentent toutes ce caractère d'absence ou de réduction du pénis signalé exceptionnellement en divers points d'Europe. Bœttger réunit toutes ces formes à *A. lævis* (= *Deroceras lævе*) et désigne ce « mutant » aphallique sous le nom de *Deroceras læve sandwichiense*.

L'exemple d'*Agriolimax lævis* est particulièrement intéressant. Les ébauches mâles et femelles de l'appareil génital, dans la forme européenne, montrent une sensibilité différentielle aux conditions de milieu. Il paraît cependant étonnant que la forme *sandwichiense* soit uniquement due à ces conditions, étant donné l'étendue de son aire de dispersion. Le type aphallique se rencontrerait régulièrement dans les zones d'extension tropicales ou froides, selon Bœttger et sporadiquement chez des individus adultes européens. Ne faut-il pas y voir la coexistence d'une race à développement sexuel labile et d'une race aphallique représentée en Europe par quelques mutants purement femelles à l'état adulte ?

Chez les autres Stylommatophores que nous avons passés en revue, les auteurs insistent sur les caractères bien tranchés qui séparent les individus aphalliques ou hémiphalliques (*Zonitoïdes*) des normaux vivant parfois côte à côte. Dans certaines régions une espèce est représentée par le type aphallique, dans d'autres les deux types se rencontrent en proportions variables (certains *Valloniidæ*). Chez les Basommatophores l'anomalie est peut-être plus nette à cause de l'isolement de l'appareil copulateur à la partie antérieure du corps. Dans les deux groupes on peut remarquer le parallélisme entre l'aphallie sporadique, ayant un caractère tératologique, et l'anomalie fréquente ou généralisée qui devient une caractéristique raciale. Si l'on admet, suivant les vues de Pelseneer, que l'hermaphrodisme est secondaire chez les Mollusques, la tendance vers l'autofécondation et l'apparition de formes aphalliques, par rudimentation de l'organe copulateur, présentent un intérêt spéculatif en ce qui concerne l'évolution de la sexualité chez les Mollusques. J'ai cherché, pour ma part, à préciser le déterminisme génotypique de l'aphallie tout en poursuivant mes recherches sur la fécondation chez *Bulinus*.

CHAPITRE III

DIMORPHISME PIGMENTAIRE

I. — Caractères des adultes.

Pendant mes premières années de recherches sur les Bulins originaires du Maroc, je n'ai observé que des individus de teinte uniforme. Leur manteau en extension, visible par transparence sous la coquille mince des animaux d'élevage, présentait seulement, avec l'âge, un brunissement diffus et des ombres grises s'étendant au-dessus de la cavité pulmonaire. Mon attention a été retenue par les caractères de pigmentation du manteau, en examinant les premiers descendants des Bulins de Dakar reçus en mai 1935 (1). La surface du manteau, tapissant intérieurement la coquille, était en effet constellée de taches de pigment noir, parfaitement délimitées, disposées principalement dans la zone marginale. Ces taches, isolées ou irrégulièrement confluentes, sont visibles au binoculaire ; leur taille peut devenir suffisante pour les rendre perceptibles à l'œil nu chez les adultes. (Pl. V, fig. 38).

A. — *Type tacheté*

L'examen de la surface du manteau, sous un fort grossissement, montre que les taches sont dues à l'accumulation massive de sphérules de mélanine (2) dans des groupes de cellules épithéliales. Les

(1) Le test épaissi et incrusté de limon, chez les individus récoltés dans la nature, rend peu visibles sur le vivant les caractères de pigmentation du manteau. Chez les exemplaires fixés sans anesthésie préalable et extraits de leur coquille, ces caractères sont quelquefois peu nets, par suite de la contraction intense du manteau qui, en augmentant la densité du pigment mélanique contenu dans les tissus sous-épithéliaux, lui donne une teinte foncée uniforme.

(2) André (1896) distinguait la mélaïne en sphérules des Limnées de la mélanine qui se présente sous forme de bâtonnets.

préparations totales fixées et colorées au carmin acétique sont très démonstratives (fig. 39, pl. V). Le revêtement externe du manteau est composé uniformément d'une assise de cellules aplaties, à contour irrégulier, pourvues de noyaux ovoïdes. Les taches sont nettement délimitées par la membrane des cellules périphériques de chaque îlot pigmenté de sorte que l'épithélium est une vraie mosaïque de cellules banales et de mélanocytes chez les individus tachetés.

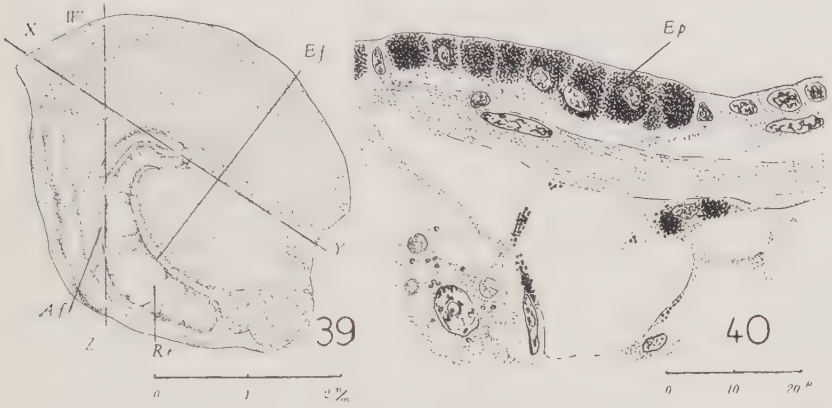


Fig. 39, Topographie de la surface palléale d'un Bulin non tacheté [× 12] (cf. Pl. V, fig. 44). — Fig. 40, Coupe transversale de la paroi palléale d'un Bulin tacheté. [× 900].

Af. vaisseau afférent, *Ef.* vaisseau efférent, *Ep.* zone pigmentée de l'épithélium, *Re.* rein.

La contraction du manteau au moment de la fixation rend le plus souvent l'épithélium peu net sur les coupes transversales. La figure 40 correspond à une portion de coupe intéressant le manteau dans une région peu rétractée comprise entre le rein et le rectum. On y remarque le gonflement des cellules épithéliales (*Ep*), où la mélanine s'est accumulée et l'étroite localisation de ce pigment. Sous l'épithélium, se trouve un tissu lacunaire, comprenant des éléments conjonctifs ramifiés, des fibres musculaires entrecroisées et des cellules de Leydig chargées d'enclaves, éléments habituels du tissu conjonctif des Mollusques (cf. Froutin, 1937). Des amas de sphérules de mélanine se rencontrent souvent dans les prolongements des cellules conjonctives, mais d'une façon complètement indépendante de la localisation du pigment épithélial.

B. — *Type uniforme non tacheté*

Chez les individus dont le manteau est dépourvu de taches épithéliales, le tissu conjonctif sous-jacent est aussi riche en mélanine que dans le type tacheté. J'en ai donné un exemple dans les figures 40 et 41 (Pl. V) qui correspondent à des photographies du même champ d'une préparation totale de manteau. L'une est prise au niveau de l'épithélium (fig. 40), dont les cellules sont dépourvues de pigment, l'autre (fig. 41) à un niveau inférieur. Celle-ci montre l'entrecroisement des fibres et des mélanocytes dans les couches profondes du manteau.

II. — Développement de la pigmentation.

Dans les deux types pigmentaires de *Bulinus contortus*, les yeux, placés à la base des tentacules, sont intensément pigmentés dès la fin de la vie embryonnaire et la coloration générale des parties visibles hors de la coquille est toujours assez prononcée. La teinte de fond, rougeâtre, due à l'hémoglobine dissoute dans le sang comme chez les Planorbes, est obscurcie par le pigment mélanique accumulé dans les tissus qui tapissent les lacunes. (Dans les téguments existent également des chromatophores blancs opaques). Cette pigmentation générale se développe après l'éclosion, au cours de la croissance; elle est d'autant plus intense que celle-ci est plus lente. Les jeunes, élevés en étuve et à l'abri de la lumière, sont moins mélaniques et plus roses que les Bulins que j'ai reçus vivants, directement récoltés dans la nature. On sait que les conditions artificielles d'élevage entraînent parfois une dépigmentation prononcée comme l'ont observé Mathias (1925), au cours de ses expériences sur *Limnæa stagnalis*, et Bœttger (1932), à propos de la mutation rose à yeux noirs de *Planorbis corneus*, qui varie du rose pur au gris suivant la température où elle a été cultivée pendant son développement.

Dans les couches profondes du manteau, les mélanocytes s'accumulent au voisinage du rein et des vaisseaux afférents et efférents

dont ils soulignent le tracé (fig. 39). Chez les individus âgés des deux types, la teinte générale du manteau s'assombrit.

Indépendamment de cette pigmentation générale progressive, dans le type tacheté, quelques jours après l'éclosion dans les élevages à 25°, se forme une accumulation précoce de pigment dans certains îlots de cellules épithéliales, alors que la mélanisation du tissu conjonctif est encore très faible. Ces taches se forment d'abord dans la zone marginale du manteau, c'est-à-dire au-dessus de la ligne *X-Y* et à gauche de la ligne *W-Z* sur le schéma de la figure 39. Elles s'accroissent en nombre et en étendue pendant le développement mais il existe naturellement des variations individuelles allant de la présence de quelques taches arrondies, espacées, à la formation d'une véritable marbrure (Watson signale incidemment des variations semblables dans les taches du manteau de *Physopsis*, *in* Connolly 1925).

III. — Dimorphisme pigmentaire chez d'autres Pulmonés.

Le dimorphisme pigmentaire de *Bulinus contortus* ne saurait être comparé au point de vue morphologique aux cas d'albinisme complet ou de semi-albinisme connus chez les Mollusques à l'état de « variation discontinue » (voir Pelseneer, 1920, p. 147). Les Bulins uniformes sont pigmentés ; leur teinte générale est peut-être un peu moins foncée que celle des tachetés mais la différence quantitative de pigment est bien moins accentuée que dans les cas de semi-albinisme, comme la variété rose de *Planorbis corneus* ou la mutation apparue à trois reprises dans les élevages de *Limnæa peregra* de Boycott et Diver.

Le dimorphisme chez *Bulinus* tient à la répartition du pigment. La localisation de la mélanine dans les cellules épithéliales est indépendante de la pigmentation du tissu conjonctif sous-jacent. Il en est de même chez certains *Helicidæ* récemment étudiés par Helmcke (1935). Cet auteur a montré que, dans le genre *Cepæa*, la présence du pigment localisé dans l'épithélium, près du repli marginal du manteau dans les zones de formation des bandes colorées de la coquille, est sans relation avec l'existence de pigment dans le tissu conjonctif. L'interprétation de Distaso et de Rotarides, qui

faisaient dériver le pigment épithélial des mélanocytes conjonctifs, ne serait applicable ni aux *Cepæa* ni à *Bulinus*.

Les caractères de pigmentation se sont maintenus dans les élevages autogames des lignées originaires de Marrakech (uniformes) et de Dakar (tachetés). Je montrerai l'intérêt de ces variétés à propos des lignées originaires du Caire et des croisements expérimentaux ; je me suis étendu sur leur description morphologique avant de parler de leur utilisation dans les recherches d'ordre génétique.

CHAPITRE IV

RECHERCHES SUR LE DÉTERMINISME GÉNOTYPIQUE DES DIMORPHISMES GÉNITAL ET PIGMENTAIRE

La fréquence et l'origine congénitale de l'aphallie chez *Bulinus contortus* faisaient supposer la nature génotypique de cette anomalie. J'espérais disposer ainsi d'un caractère héréditaire, mutationnel, propre à indiquer, suivant qu'il serait ou ne serait pas transmis à la suite de croisements appropriés, la possibilité ou l'impossibilité de la fécondation croisée chez une espèce parfaitement hermaphrodite.

Des élevages, entrepris à partir des différentes souches reçues dans le but de vérifier, au préalable, le déterminisme génotypique présumé de l'aphallie, m'ont permis de constater des particularités inattendues que j'indiquerai dans ce chapitre au moyen de quelques exemples seulement. Elles font des caractères phalliques des indicateurs imparfaits pour le but que je me proposais. Par contre, les variétés pigmentaires, rencontrées au cours de ces recherches, se sont révélées d'emblée comme le réactif de choix pour l'analyse génétique des processus de fécondation. Je n'ai malheureusement pas pu en disposer dès le début.

Comme l'ont fait remarquer Künkel (1911) et Robson (1922), l'autofécondation chez les Pulmonés permet la purification et le maintien de lignées par endogamie « inbreeding » aussi facilement que chez les végétaux monoïques. J'ai utilisé cette faculté d'autofécondation, si développée chez *Bulinus*, pour sélectionner et conserver des lignées différant par leurs caractères pigmentaires ou phalliques.

La première partie de ce chapitre est consacrée à un exposé de l'origine et des caractéristiques de ces lignées endogames ; la

deuxième, aux expériences de croisement réalisées entre les différents types de représentants de ces lignées (1).

I. — Lignées Endogames.

Dans mes premiers élevages de Bulins vierges, destinés à fournir le matériel nécessaire à l'étude cytologique de l'autofécondation, j'espérais découvrir une relation entre le type phallique des parents et la présence des *A* ou des *B* dans leur descendance et parvenir à isoler deux races.

Des tentatives de sélection, faites en choisissant des *A* ou des *B* comme reproducteurs pendant quelques générations successives, dans les élevages entrepris d'abord avec des Bulins originaires de Corse, n'aboutirent à aucun résultat. Les deux types de descendants étaient toujours mélangés en proportions variables dans les différentes familles et j'abandonnai l'élevage de cette souche au profit d'autres qui s'avéraient plus intéressantes.

Les Bulins du Maroc me donnèrent, en effet, dès la première génération autogame, des résultats significatifs encourageants et des lignées se distinguèrent rapidement, caractérisées par l'apparition des individus *A* suivant un pourcentage sensiblement constant dans les générations successives.

Souche de Marrakech

L'origine de cette souche est un lot de Bulins, provenant d'un bassin de la Ménara, qui comprenait environ 74 o/o de *A*. Tous les individus mis en élevage donnèrent une descendance mixte et de composition très variable suivant les sujets. Le tableau VII est relatif aux cas extrêmes.

Les individus A_1 et A_2 produisirent une grande majorité de *A* en F_1 tandis que *4B*, au contraire, donnait une forte proportion de *B*.

(1) Pour faciliter la comparaison des descendances des divers sujets isolés, j'ai trouvé commode de les désigner par la fréquence des individus *A*, euphalliques, exprimée en o/o du nombre total de jeunes issus de chaque parent.

La descendance d'autres individus avait une composition intermédiaire.

Quelques sujets de cette première génération furent isolés, à l'état immature, pour produire la F_2. Seuls, figurent sur le tableau ceux qui ont donné à leur tour le maximum de *A* (**1**, **2**, **6**) ou le maximum de *B* (**3**) et dont je continue encore à élever les descendants. Ils sont à l'origine des lignées choisies que nous étudierons séparément.

Pour donner une idée des caractéristiques de ces lignées et permettre de les comparer, sans entrer dans un exposé détaillé qui demanderait la publication de nombreuses statistiques et d'arbres généalogiques étendus, j'ai groupé les résultats en quelques tableaux numériques. Ces tableaux indiquent pour chaque génération, de gauche à droite sur une même ligne horizontale : l'indice de la génération considérée, le nombre des parents *A* et *B* (choisis dans la génération précédente) qui lui ont donné naissance par autofécondation, la composition globale et le pourcentage de *A*. Cette fusion des descendances particulières de plusieurs parents de même génération en une population globale fait évidemment disparaître des différences individuelles (1), mais celles-ci sont faibles à l'intérieur d'une même lignée. Par contre, entre certaines lignées se manifeste une opposition constante.

Cette différence de caractéristique est particulièrement nette, comme l'indique la comparaison des pourcentages de *A* observés dans les générations successives, entre les *lignées* **14** et **3** par exemple (Tableau VIII).

La première est caractérisée, depuis son origine, par la production d'une très forte proportion de *A* ; la seconde, par l'existence presque exclusive (surtout après la 2e génération) d'individus *B*.

Il faut remarquer qu'il apparaît, dans l'une comme dans l'autre, un certain nombre d'individus sporadiques du type phallique opposé à celui de la majorité. Je me suis spécialement attaché à élever la descendance autogame d'un certain nombre d'entre eux et j'ai constaté qu'ils produisaient, à leur tour, un pourcentage de *A*

(1) On trouve quelques exemples de variations individuelles dans l'exposé détaillé de certains croisements. La composition des descendances de plusieurs « témoins », de même génération que le sujet fécondé, est indiquée dans chaque cas pour donner une idée des caractères génétiques de la lignée à laquelle ils appartenaient (voir page 137).

caractéristique de la lignée à laquelle ils appartenaient. *Le caractère euphallique ou aphallique d'un sujet ne peut donc révéler* a priori *son aptitude à produire soit une majorité de* A *soit une majorité de* B. Ceci explique, sans doute, l'échec d'une tentative de sélection fondée sur le choix des reproducteurs d'après leur type phallique, tentative que j'avais essayée dans mes élevages de Corse.

J'ai repris une expérience similaire pendant six générations dans les *lignées* **22** et **24** dont l'origine commune est indiquée dans le Tableau VII.

Dans la *lignée* **22**, d'une part, à partir de la troisième génération, j'ai toujours choisi les reproducteurs parmi les descendants d'un parent *A*.

Dans la *lignée* **24**, d'autre part, je les ai toujours pris dans la descendance d'un *B*.

La comparaison des pourcentages globaux observés dans les générations successives (Tableau IX) ne révèle, au moins pendant les six générations étudiées jusqu'ici, aucune tendance à l'augmentation du pourcentage des *A* dans le premier cas (*lignée* **22**) ou des *B* dans le second (*lignée* **24**). La caractéristique générale est ici un peu différente de celle de la *lignée* **14** et se traduit par la production d'environ 80 o/o de *A* seulement.

La proportion de *A* s'est maintenue à un taux plus élevé dans la *lignée* **61** (Tableau X), qui a les mêmes caractères que la *lignée* **14** ; mais un des sujets *B*, appartenant à la deuxième génération (le n° **63**), s'est distingué des six autres individus de la même génération, mis en élevage simultanément, par la production d'une descendance (F_3) de composition nettement différente : 67,4 o/o de *A* seulement. Ses descendants, élevés dans les mêmes conditions, constituent la *lignée* **63** dans laquelle la proportion de *A* oscille autour de 60 o/o.

L'examen des résultats d'élevages en lignée autogame amène à considérer *la constance du pourcentage de* A *produit à chaque génération par les sujets isolés, quel que soit leur type, comme représentant le véritable caractère génétique de ces lignées.*

A partir de la souche, vraisemblablement mélangée, reçue du Maroc, une sélection, effectuée en choisissant les reproducteurs non d'après leur phénotype mais d'après leur aptitude à donner une majorité de *A* ou de *B*, a permis d'isoler, dès les premières généra-

TABLEAU VII. — *Origine des lignées du Maroc.*

Parents isolés P	Descendance F_1			Sujets F_1 isolés		Descendance F_2			Lignées
	A	*B*	o/o *A*	n°	type	*A*	*B*	o/o *A*	
A_2	43	4	91,49	1	*A*	62	6	91,17	14
				2	*B*	51	3	94,44	22
									24
4 B	18	135	11,83	3	*B*	7	63	10,00	3
A_1	42	3	93,33	6	*A*	72	12	85,71	61
									63

TABLEAU VIII

Lignée **M 14**

Générations	Parents isolés		Descendance globale		
	A	*B*	*A*	*B*	o/o *A*
F_1	1		43	4	91,49
F_2	1		62	6	91,17
F_3		1	104	14	88,14
F_4	2		92	4	95,83
F_5	1		75	2	97,40
F_6	1		48	2	96,00
F_7	1	1	106	6	94,44
F_8	2	2	311	15	95,39
F_9	2	3	468	46	91,05

Lignée **M 3**

Parents isolés		Descendance globale		
A	*B*	*A*	*B*	o/o *A*
	1	18	135	11,83
	1	7	63	10,00
2	3	7	448	1,53
5	16	18	1.645	1,08
6	20	7	1.452	0,47
6	4	28	841	3,22
6	6	4	1.033	0,38
4	4	10	917	1,07
	3	1	387	0,25

TABLEAU IX

Lignée **M 22**

Générations	Parents isolés		Descendance globale		
	A	*B*	*A*	*B*	o/o *A*
F_1	1		43	4	91,49
F_2		1	51	3	94,44
F_3	2		98	8	92,45
F_4	1	1	163	25	86,70
F_5	2	2	212	55	79,42
F_6	2	1	107	19	84,92
F_7	1	1	119	26	82,07
F_8	2	1	184	41	81,78

Lignée **M 24**

Parents isolés		Descendance globale		
A	*B*	*A*	*B*	o/o *A*
	2	232	33	87,55
2	3	235	38	86,08
1	1	88	16	84,61
1	2	108	34	76,06
1	2	156	54	74,29
1	2	177	30	85,51

tions, des lignées dont l'homogénéité s'est maintenue jusqu'ici grâce à l'autofécondation.

Je me suis d'abord attaché à l'étude des lignées dont les caractères étaient le mieux tranchés : les *lignées* **14** et **61** d'une part et **3** d'autre part, entre lesquelles j'ai réalisé de nombreux croisements.

Pour simplifier leur désignation j'ai adopté les symboles suivants :

α pour les lignées produisant plus de 90 o/o de *A*.

β pour les lignées produisant plus de 90 o/o de *B*.

A l'intérieur de chacune de ces lignées existent des individus *A* et *B*. En tenant compte de leur ascendance il faut distinguer 4 types :

*A*α et *B*α qui produisent par autofécondation une majorité de *A*.

*A*β et *B*β qui, dans les mêmes conditions, donnent presque uniquement des *B*.

Cette distinction conserve toute sa valeur lorsqu'on s'adresse à d'autres souches naturelles, comme celles que les recherches statistiques, résumées précédemment, m'ont permis de découvrir. Je veux dire les races de Bulins de Dakar et du Caire dont je me suis procuré des représentants vivants.

Tous les descendants de la souche du Maroc élevés au Laboratoire étaient dépourvus de taches épithéliales de pigment noir.

Souche de Dakar

Mes élevages de Bulins du Sénégal ont pour origine quelques individus récoltés dans les bassins du jardin de Hann, provenant d'une population presque uniquement composée de *B* (1,31 o/o de *A* seulement). Il s'agissait de sujets adultes reçus en mai 1935, dont 10 (8 *B* et 2 *A*) furent mis en élevage. Ils se montrèrent peu féconds, mais produisirent une forte proportion de *B* et un faible pourcentage de *A* comme l'indique le tableau XII.

Pendant les quatre générations consécutives, j'ai suivi la descendance d'un certain nombre de ces *A* sporadiques qui ont toujours conservé leur caractère de producteurs de *B*.

La race de Dakar, comme le faisait prévoir la statistique de la population locale, peut être assimilée à la race β du Maroc qu'elle

représente à l'état de ségrégation naturelle. Etant donné le faible pourcentage d'individus euphalliques, la reproduction par autofécondation doit être la règle dans cette population et l'on peut s'attendre à ce que la pureté génotypique des individus soit portée au plus haut point grâce à cette endogamie prolongée. Cependant, comme dans la *lignée* 3 du Maroc, l'apparition de sujets *A* se produit sporadiquement à chaque génération.

Tous les descendants des Bulins du Sénégal appartiennent au type tacheté.

Souche du Caire

Cette souche provient d'une population égyptienne de Bulins presque uniquement composée, d'après les données statistiques que j'ai déjà exposées, d'individus *A* (99,77 o/o), les uns tachetés, les autres dépourvus de taches de pigment noir. Dès la première génération autogame élevée au Laboratoire, l'intérêt de cette variation pigmentaire s'est manifesté, aussi ai-je donné avec quelques détails la composition de cette première génération dans le tableau XIII.

Les parents (E1 à E9) ont été choisis parmi les Bulins arrivés vivants du Caire et mis en élevage, isolés, dans les conditions habituelles, au début de 1936. Leur caractère phallique avait été déterminé *in vivo* et leur phénotype au point de vue de la pigmentation fut reconnu plus tard, en retirant l'animal de sa coquille que des incrustations rendaient opaque.

Le recensement des descendances F_1 suggère les remarques suivantes :

1° Tous les individus ont produit uniquement des *A*, sauf E9 qui a donné une très forte proportion de ce type (98,2 o/o).

2° Tous les individus dépourvus de taches pigmentaires (E4, E5, E6, E7, E9) n'ont donné que des jeunes non tachetés comme eux.

3° Quant aux parents tachetés, il faut en distinguer deux catégories :

— Ceux qui n'ont donné que des jeunes tachetés (E2 et E8).

— Ceux dont la descendance est mélangée (E1 et E3).

Si l'on considère les proportions numériques des deux types pigmentaires dans ces descendances mixtes, on constate qu'elles correspondent approximativement à la proportion : 3 tachetés pour

1 dépourvu de taches, proportion caractéristique de la ségrégation mendélienne dans les cas de monohybridisme.

E1 Proportions observées. .	17	tachetés	+ 4	non tachetés	=	Total	21
Proportions théoriques .	15,7	»	+ 5,3	»	=	»	21
Déviation	+1,3	»	— 1,3	»	< m =		1,99
E3 Proportions observées. .	21	tachetés	+ 9	non tachetés	=	Total	30
Proportions théoriques .	22,5	»	+ 7,5	»	=	»	30
Déviation	—1,5	»	+ 1,5	»	< m =		2,37

Dans les deux exemples ci-dessus, l'écart entre les proportions observées et théoriques, la déviation, est inférieur à l'erreur probable, calculée pour le nombre total de sujets étudiés suivant la formule $m = \sqrt{\frac{\overline{PQ}}{n}}$.

Ces premières constatations montrent que la forme tachetée a tous les caractères d'une mutation dominante. La concordance approximative des proportions de ségrégation, établies il est vrai d'après un petit nombre de descendants, avec les proportions 3/1, donne à penser qu'un seul couple de facteurs mendéliens allélomorphes est en jeu. Les Bulins non tachetés sont de race pure, les tachetés peuvent être purs (*E2*, *E8*) ou hybrides (*E1*, *E3*). L'existence de ces hybrides naturels prouve la possibilité et l'efficacité de la fécondation croisée dans cette population de Bulins du Caire, dont presque tous les individus sont euphalliques.

A partir des premiers sujets étudiés, par isolements successifs de reproducteurs, j'ai conservé dans une stricte endogamie plusieurs lignées équivalentes au point de vue de la production d'une proportion très élevée de *A*. Tous les reproducteurs, quel que soit leur phénotype, ont donné soit uniquement des *A*, soit une très forte majorité de *A*, comme les parents de la première génération. Les résultats exposés dans le tableau XI montrent que le pourcentage de *A* s'est maintenu jusqu'ici pendant quatre générations. Les lignées égyptiennes sont, à ce point de vue, exactement l'inverse des lignées du Sénégal, et peuvent être considérées comme correspondant aux lignées de type α du Maroc.

En ce qui concerne les caractères pigmentaires, il faut distinguer des lignées tachetées et des lignées non tachetées, dont la pureté s'est rapidement établie grâce à l'autofécondation. Elles correspondent d'une part, à la race de Dakar tachetée et d'autre part, à celle

TABLEAU X

Lignée **M 61.**

Générations	Parents isolés		Descendance globale		
	A	*B*	*A*	*B*	o/o *A*
F_1	1		42	3	93,33
F_2	1		72	12	85,71
F_3	2	4	232	21	91,70
F_4	1	2	203	27	88,26
F_5	8		294	8	97,35
F_6	2	1	208	14	93,69
F_7	7	6	734	31	95,95
F_8	1	3	426	34	92,61
F_9	3	4	662	40	94,30

Lignée **M 63.**

Parents isolés		Descendance globale		
A	*B*	*A*	*B*	o/o *A*
	1	60	29	67,41
1	3	167	106	61,17
	1	31	22	58,49
1	1	67	57	54,03
2	2	161	95	62,89
1	1	178	116	60,54
1	1	28	13	68,29

TABLEAU XI

Lignées du Caire.

Générations	Parents isolés		Descendance globale		
	A	*B*	*A*	*B*	o/o *A*
F_1	8	1	454	2	99,56
F_2	15	2	869	4	99,54
F_3	28	1	2.090	4	99,80
F_4	14	1	1.505	1	99,93

TABLEAU XII

Lignées de Dakar.

Parents isolés		Descendance globale		
A	*B*	*A*	*B*	o/o *A*
2	8	2	77	2,53
2	4	9	361	2,43
7	5	21	1 019	2,02
5	5	39	1.098	3,43

TABLEAU XIII

Bulins du Caire, première génération d'élevage.

Parents isolés		Descendance F_1 obtenue par autofécondation		
N°	Phénotype	Nombre total	Tachetés	Non tachetés
E1	tacheté *A*	21	17 *A*	4 *A*
E2	tacheté *A*	56	56 *A*	
E3	tacheté *A*	30	21 *A*	9 *A*
E4	non tacheté *A*	57		57 *A*
E5	non tacheté *A*	5		5 *A*
E6	non tacheté *A*	57		57 *A*
E7	non tacheté *A*	5		5 *A*
E8	tacheté *A*	115	115 *A*	
E9	non tacheté *B*	110		108 *A* + 2 *B*

du Maroc dépourvue de taches. J'ai utilisé leurs représentants à des expériences de croisement qui font l'objet d'un autre chapitre.

Avant d'employer la méthode d'hybridation pour l'analyse génétique de l'aphallie, il était nécessaire d'éprouver la constance des caractères raciaux dans les cultures pédigrées maintenues par autofécondation.

Ces recherches préliminaires montrent que deux tendances opposées se manifestent parmi les reproducteurs isolés dans des conditions comparables : les uns produisent une majorité de *A*, les autres une majorité de *B*.

Dans les cas extrêmes, dont je me suis particulièrement occupé, il faut donc distinguer, au point de vue de leur potentialité, deux catégories d'individus que j'ai désignées par abréviation par les symboles α et β. Au premier abord, caractères morphologiques et potentialité paraissent indépendants. En effet, si l'examen des milliers d'individus élevés confirme la netteté du dimorphisme génital, il montre que le caractère phénotypique d'un sujet *A* ou *B* ne révèle pas *a priori* son aptitude à produire une descendance euphallique ou aphallique. Mais une tendance uniforme se manifeste chez tous les Bulins d'une même lignée, quel que soit leur type propre.

Autant qu'on en puisse juger d'après mes tentatives systématiques de sélection, il est impossible d'obtenir de lignées pures, c'est-à-dire uniquement composées de Bulins d'un seul type. Dans les générations successives apparaissent sporadiquement des individus morphologiquement opposés au type général.

Cette instabilité n'est pas spéciale aux races que j'ai pu isoler à partir de la population mixte de Marrakech ; il est intéressant de constater que les races du Caire, d'une part, et de Dakar, d'autre part, ont les mêmes caractéristiques que les lignées marocaines α et β. Il semble que, au point de vue de l'hérédité de l'aphallie, le seul caractère constant des individus appartenant aux générations successives d'une lignée endogame réside dans la *propriété de donner par autofécondation une descendance de composition déterminée.*

C'est donc sous un aspect spécial qu'il faut envisager le problème génétique de l'aphallie. Après croisement entre Bulins de lignées différentes, il faut rechercher à quel type de composition se ramènent les descendances autogames individuelles des hybrides de

première et de deuxième génération et les comparer aux descendances qui caractérisent les génotypes des parents et des témoins vierges.

II. — Hybridation.

Les sujets, réunis par couples pour les expériences d'hybridation, ont été choisis dans différentes lignées dont les caractéristiques étaient bien établies après plusieurs générations élevées par autofécondation. Séparés de leurs congénères dès que leur développement était suffisant pour permettre de distinguer leur type phallique, ils ont été isolés avant maturité génitale, afin d'écarter toute possibilité de fécondation non contrôlée précédant la formation des couples, suivant les précautions que j'ai indiquées dans le chapitre consacré aux techniques d'élevage.

Différentes catégories de croisements

J'ai cherché à réaliser toutes les combinaisons de croisements possibles, en tenant compte des caractères phénotypiques des individus et des deux tendances raciales α et β opposées, dont j'ai montré l'importance prépondérante.

Il faut distinguer 4 catégories d'individus :

$A\alpha$ et $B\alpha$, d'une part, qui produisent par autofécondation plus de 90 o/o de A. Cette propriété est commune aux Bulins originaires du Caire et aux représentants des lignées **14** et **61** du Maroc.

$A\beta$ et $B\beta$, d'autre part, qui, dans les mêmes conditions, produisent plus de 90 o/o de B. Tel est le cas des Bulins de Dakar et de la lignée **3** du Maroc.

Dans ces lignées, l'apparition d'individus A sporadiques, n'ayant pas perdu l'instinct sexuel, fournit des mâles à tendance β dont l'intérêt est facile à concevoir.

Les Bulins des quatre catégories peuvent être fécondés mais il est bien évident que seuls les individus A peuvent être utilisés comme mâles.

Les possibilités d'hybridation se réduisent donc aux 8 combinaisons de croisements, indiquées dans le tableau suivant, qui ont été réalisées un certain nombre de fois chacune :

♂ \ ♀♀	$B\beta$	$A\beta$	$B\alpha$	$A\alpha$
♂ $A\alpha$	I	II	3	4
♂ $A\beta$	1	2	III	IV

Quatre de ces combinaisons correspondent à des croisements entre individus présentant les mêmes potentialités.

Les catégories 1 et 2 correspondent au croisement $\beta \times \beta$ et les catégories 3 et 4 au croisement $\alpha \times \alpha$.

Dans ces divers cas, l'individu femelle, après copulation, produit une descendance dont la composition ne diffère ni de celle qu'il donnait auparavant par autofécondation, ni de celle des témoins ou du mâle en ce qui concerne la fréquence des *A*. Si l'on prend soin de choisir des parents différant par la pigmentation, on peut constater que la fécondation croisée est bien efficace d'après la transmission du caractère dominant, mais qu'elle n'introduit aucune perturbation dans la fréquence d'apparition des types phalliques. Ceci confirme l'équivalence génotypique des individus appartenant aux lignées de même tendance.

Croisements entre races euphalliques et aphalliques.

Les quatre autres combinaisons, qui sont les plus intéressantes, correspondent aux croisements réciproques de races à tendances opposées : $\alpha \times \beta$.

J'exposerai en détail dans chacune de ces catégories un exemple de croisement où sont combinés à la fois les types phalliques et pigmentaires, ce qui fera ressortir les particularités de transmission des deux ordres de caractères.

Le tableau XIV résume les résultats des quatre croisements. Il indique dans chaque cas la composition globale de la descendance du sujet femelle, avant et après l'accouplement, et permet de la comparer aux descendances des témoins et à celle du mâle qui se sont reproduits uniquement par autofécondation.

Dans les tableaux et dans les protocoles d'expériences j'ai désigné par abréviation : le phénotype tacheté par *T* et le phénotype non tacheté par *t*.

Première génération

I. — *Croisement* ♀ *Bβ* × *Aα* (obtenu le 28 mars 1936).

♀ **S. 914** Bulin de type *B* tacheté descendant de la souche de Dakar.
♂ *E. 94* type *A* non tacheté descendant de la souche du Caire.

Les quatre sujets élevés comme témoins ont tous donné moins de 10 o/o de *A*, ainsi que le sujet femelle dans les pontes déposées avant le 28 mars.

Après croisement, les *A* apparaissent au contraire en quantité importante et se répartissent, comme l'indique le détail des différents lots de pontes récoltés du 29 mars au 13 juillet, avec une fréquence variable comme dans le cas suivant. Ici le sujet femelle a déjà produit quelques *A* avant d'être fécondé.

	Autofécondation				*Croisement 28.III*	Après croisement					
BT . .	16	10	20	11		7	10	6	3	12	1
AT . .		3		1		**8**	**8**	**18**	**39**	**15**	**6**
o/o *A* . .		23		9,1		53	44,4	75	93	55,5	85,7

L'individu utilisé comme mâle n'a donné que des *A* non tachetés.

II. — *Croisement* ♀ *Aβ* × *Aα* (obtenu le 15 mai 1936).

♀ **S. 312** Bulin de type *A* tacheté descendant de la souche de Dakar.
♂ *M. 141.112.11*, type *A* non tacheté appartenant à la lignée **14** de Marrakech.

Les caractéristiques de la lignée à laquelle appartient l'individu fécondé sont indiquées par les descendances des sujets *S. 311*, *S. 313* et *S. 314* élevés comme témoins : tous les jeunes sont tachetés et tous sont des *B* sauf un. Avant d'être accouplé avec un Bulin non tacheté de race α, dont la descendance autogame ne contient presque que des *A*, *S. 312* avait lui-même donné par autofécondation 19 *B*.

Les pontes récoltées après accouplement, du 16 mai au 11 juin, ont donné naissance à 40 *A* et 84 *B* tachetés. Les deux catégories de jeunes se répartissent de la façon suivante dans les lots de pontes successifs :

	Autofécondation		*Croisement 15.V*	Après croisement					
BT. . . .	11	8		14	15	22	12	15	6
AT. . . .					**3**	**5**	**13**	**9**	**10**
o/o *A* . . .					17,1	18,5	52	37,5	62,5

Les individus de type *A*, absents avant le croisement, apparaissent après, avec une fréquence élevée et variable.

III. — *Croisement* ♀ *Bα* × *Aβ* (obtenu le 5 octobre 1936).

♀ **M. 141.111.2** Bulin de type *B* non tacheté appartenant à la lignée **14** de Marrakech.
♂ *S. 111*, type *A* tacheté descendant de la souche de Dakar.

Dans cet exemple-ci, le sujet femelle est du type non tacheté et a produit 90 o/o de *A* par autofécondation.

Le sujet mâle n'a donné que des *B* tachetés.

L'influence de la fécondation se manifeste par l'apparition d'un petit nombre seulement d'hybrides tachetés, presque tous du type aphallique prépondérant dans la race paternelle et répartis de la façon suivante :

	Autofécondation			Croisement 5.X	Après croisement			
At . . .	6	24	33		14	13	13	15
Bt. . . .		2	3		3			1
AT . . .						1		
BT . . .					6	1		1
o/o *T*. . .					26	13,3		5,8

Après croisement, comme auparavant, se rencontrent dans les divers lots de pontes, des individus *B* non tachetés qui ne doivent pas être hybrides. On verra par l'étude de la F_2 que la composition de leur descendance autogame n'est pas la même que celle des *B* hybrides.

IV. — *Croisement* ♀ $A\alpha \times A\beta$ (obtenu le 20 avril et répété le 12 mai 1936).

♀ **E. 43** Bulin du type *A* non tacheté descendant de la souche du Caire.

♂ *S. 911* type *A* tacheté descendant de la souche de Dakar.

Le sujet femelle appartient ici à une lignée non tachetée pure, de type α et n'a donné par autofécondation que des *A* non tachetés comme les témoins.

Le mâle est au contraire tacheté et de race β comme l'indique la composition de sa descendance.

Après croisement, un grand nombre de jeunes tachetés sont produits par le sujet femelle et parmi ces hybrides présentant la pigmentation paternelle dominante, un petit nombre seulement, 19 sur 113, présente en même temps l'aphallie caractéristique de la race paternelle. Ils se répartissent de la façon suivante dans les lots de pontes successifs du 20 avril au 11 juin :

	Autofécondation		Croisement 20.IV	Après croisements		Croisement 12.V						
At . .	13	16		1			5	1		12	3	11
Bt . .												
AT. .				1	22		2	19	23	19	4	1	1
BT. .				2	2			7	7	1			
o/o *T* .				75	100		28,6	96,5	100	100	25	25	7,1

Certains lots ne contiennent que des jeunes tachetés.

Comme on le voit dans ces expériences d'hybridation entre races à tendances opposées, les résultats observés en première génération indiquent :

1° la nature héréditaire dominante de la pigmentation tachetée ;

2° la transmissibilité des caractères de l'appareil copulateur ;

3° l'efficacité de la fécondation croisée.

Dans les deux premiers exemples, le sujet ayant joué le rôle de

Tableau XIV

Croisements entre races euphalliques *et* aphalliques, *1re génération.*

	Sujets	N°	Type	Mode de reproduction	Descendants				o/o *A*
					AT	*BT*	*At*	*Bt*	
I	Témoin	S 911	$A\beta T$	Autofécondation	2	128			1,5
	—	S 912	$A\beta T$	—	5	53			8,8
	—	S 913	$A\beta T$	—	2	72			2,7
	—	S 915	$B\beta T$	—	5	130			3,7
	♀	**S 914**	$B\beta T$	—	4	57			6,5
				après croisement	94	39			
	♂	E 94	$A\alpha t$	autofécondation			84		100
II	Témoin	S 311	$A\beta T$	Autofécondation	1	44			2,2
	—	S 313	$B\beta T$	—		245			0
	—	S 314	$B\beta T$	—		55			0
	♀	**S 312**	$A\beta T$	—		19			0
				après croisement	40	84			
	♂	M 141.112.11	$A\alpha t$	autofécondation			68	1	98,5
III	Témoin	M 141.111 1	$A\alpha t$	Autofécondation			55	2	96,5
	♀	M 141.111.2	$B\alpha t$	—			63	7	90
				après croisement	1	8	55	4	
	♂	S 111	$A\beta T$	autofécondation		128			0
IV	Témoin	E 42	$A\alpha t$	Autofécondation			35		100
	—	E 44	$A\alpha t$	—			48		100
	♀	**E 43**	$A\alpha t$	—			29		100
				après croisement	94	19	35		
	♂	S 911	$A\beta T$	autofécondation	2	128			1,5

femelle était du type tacheté et le mâle non tacheté, tous les descendants présentent le caractère de pigmentation maternel, mais dans les deux dernières combinaisons, où la femelle était de type uniforme et le mâle tacheté, le caractère paternel s'est manifesté chez les descendants hybrides qui sont ainsi facilement reconnaissables.

Au point de vue des caractères phalliques, la descendance d'un même individu présente deux compositions nettement différentes avant et après croisement.

Avant l'accouplement, les œufs se développent par *autofécondation* et donnent naissance, conformément à la tendance de la lignée originelle, à une progéniture qui confirme la potentialité α ou β du sujet femelle.

Après croisement, une partie des jeunes de la F_1 reproduit le type phallique caractéristique de la race paternelle. Ce changement ne peut être attribué qu'à l'influence de la *fécondation croisée*.

Dans les deux premiers cas, c'est le caractère euphallique de la race paternelle qui s'est manifesté dès la première génération et, dans les deux derniers, c'est le caractère aphallique qui est apparu chez un certain nombre des hybrides, de sorte qu'il ne paraît y avoir aucune dominance d'un type sur l'autre.

Avant de disposer des variétés pigmentaires, j'avais réalisé les différentes combinaisons de croisements entre les races α et β du Maroc. Les résultats, déjà signalés dans mes notes préliminaires, ont été confirmés et précisés par les nouvelles expériences utilisant les races de Dakar et du Caire que j'ai prises comme exemple. Au total, j'ai pu constater la transmission des caractères phalliques paternels en F_1 dans les expériences suivantes :

Combinaison ♀ β × α = 8 croisements de la catégorie I (♀ $B\beta$) et 7 croisements de la catégorie II (♀ $A\beta$).

Dans ces 15 expériences, où la femelle vierge ne donnait à peu près uniquement que des *B*, les *A* sont apparus en quantité notable dans la descendance obtenue après croisement, pendant un certain temps.

Combinaison ♀ α × β = 5 croisements de la catégorie III (♀ $B\alpha$), et 3 croisements de la catégorie IV (♀ $A\alpha$).

Dans ces 8 expériences, les résultats inverses ont été observés : c'est-à-dire l'apparition d'une quantité importante de *B* dans la descendance d'un sujet fécondé qui jusque-là ne donnait que des *A*, ou presque uniquement des *A*.

Tous ces exemples de transmission de caractère paternel prouvent de façon tangible que la fécondation croisée peut aboutir chez un individu en pleine reproduction autogame; mais ces deux modes de fécondation ne s'excluent point l'un l'autre, puisqu'une bonne partie des jeunes, produits après le croisement, paraissent d'origine purement maternelle.

A ce point de vue, il est intéresssant de suivre la répartition des différentes catégories de jeunes dans les lots de pontes successifs dont j'ai donné le détail d'après mes protocoles d'expériences.

Les croisements *M. 141.111.2* et *E. 43* sont les plus démonstratifs car, la femelle appartenant à la variété pigmentaire récessive, tous les hybrides manifestent la panachure paternelle dominante.

Ces jeunes tachetés se rencontrent dès le premier lot de pontes et pendant toute la durée de l'expérience. La proportion d'individus hybrides est très variable (elle est beaucoup plus élevée dans le croisement *E. 43*); après être passée par un maximum, elle décroît montrant que l'autofécondation tend à devenir le seul mode de reproduction après épuisement du stock de spermatozoïdes étrangers reçus au moment de l'accouplement. Nous verrons d'autres exemples dans le chapitre suivant.

Le caractère paternel « absence de pénis » s'est manifesté seulement chez un certain nombres des hybrides F_1 dans les lots où ils étaient le plus abondants; beaucoup ont conservé le type phallique de la race maternelle.

Dans les croisements *S. 914* et *S. 312*, tous les jeunes étant tachetés comme les femelles, l'influence de la fécondation se traduit seulement par l'apparition d'individus *A* en proportion notable : dans le cas *S. 914*, dès le premier lot de pontes, dans le cas *S. 312*, à partir du deuxième lot (récolté du 5e au 10e jour après accouplement), et pendant toute la durée de l'expérience; il semble même que cette proportion s'accroisse. Mais il est vraisemblable que sa diminution aurait été constatée comme dans toutes les expériences similaires suffisamment prolongées. Les individus euphalliques sont-ils les seuls hybrides? Ou en existe-t-il aussi d'autres qui passent inaperçus sous le phénotype caractéristique de la race maternelle?

Il importe de rechercher quel type de descendance donnent les individus F_1, résultant des différentes combinaisons en mettant en

élevage, isolés, un certain nombre d'entre eux. Il n'est pas nécessaire de les croiser pour qu'ils se reproduisent à leur tour, à cause de leur faculté d'autofécondation.

Deuxième génération

Pour obtenir la F_2, j'ai choisi parmi les jeunes issus des quatre sujets en expérience, pour les isoler avant maturité génitale, quelques représentants des différents phénotypes apparus dans la progéniture, avant et après croisement, les premiers servant de témoins.

Tous les individus isolés s'étant reproduits uniquement par autofécondation, la composition de la descendance ne présente guère de variation dans le temps et il n'y a pas lieu de détailler les données recueillies au cours des triages des différents lots de pontes.

Les jeunes peuvent appartenir aux quatre phénotypes suivants : *AT*, *BT*, *At*, *Bt*. Les résultats numériques sont groupés par famille dans le tableau XV indiquant le nombre d'individus de chaque phénotype observés dans les descendances individuelles et la proportion des types pigmentaires et phalliques (1).

Origine et caractères des sujets F_1 *isolés.*

I. — *Descendants de* S. 914, tacheté.

Avant croisement, un *B* (*S. 914.1*) et deux *A* (*S. 914.2* et *3*), choisis parmi les quatre *A* apparus avant croisement, donnent tous une descendance de type β et tachetée pure.

Après croisement : Dans le premier lot de pontes ont été choisis et isolés : trois *A* (*S. 914.4-5-6*) et un *B* (*S. 914.7*) qui ont tous donné des jeunes appartenant aux quatre phénotypes. Les proportions relatives des *A* et des *B* sont intermédiaires entre les caractéristiques des races croisées ($\beta \times \alpha$), les tachetés représentent environ 75 o/o de la population F_2.

(1) Pour les types pigmentaires, l'écart entre la quantité de tachetés observés et la quantité calculée d'après le nombre total de descendants examinés, indique l'approximation des proportions observées et théoriques

La proportion relative des types phalliques est exprimée comme d'habitude en o/o de *A*.

II. — *Descendants de* **S. 312**, tacheté.

Avant croisement : un *B* (*S. 312.1*) donne une descendance de type β, tachetée pure.

Après croisement : non seulement les trois *A* (*S. 312.2-3-4*), mais aussi les trois *B* (*S. 312.5-6-7*) choisis dans le quatrième lot de pontes, donnent une descendance F_2 intermédiaire (β × α), comportant 75 o/o de tachetés et sont donc tous hybrides.

III. — *Descendants de* **M. 141.111.2** non tacheté.

Avant croisement : un des individus *B* (*M. 141.111.21*) a été isolé, il a donné une descendance de type α et non tachetée pure.

Après croisement : un *B* non tacheté (*M 141.111.26*), provenant du quatrième lot de pontes, a donné le même type de descendance que le témoin ; alors que les jeunes tachetés comme le père, deux du type *B* (*M. 141.111.24-25*) et un du type *A* (*M. 141.111.23*), ont produit une descendance mixte (α × β) et 75 o/o de tachetés ce qui indique leur nature hybride.

IV. — *Descendants de* **E. 43** non tacheté.

Avant croisement : un *A* (*E. 431*) isolé comme témoin, n'a donné que des *A* non tachetés.

Après croisement : les quatre jeunes du premier lot de pontes ont été mis en élevage, un *A* non tacheté (*E. 432*) s'est comporté comme le témoin. Les trois autres individus, tachetés, un *A* (*E. 433*) et deux *B* (*E. 434-5*), se sont montrés hybrides comme il fallait s'y attendre, ainsi qu'une nouvelle série d'individus tachetés choisis dans le troisième lot de pontes après le second croisement :

Quatre de type *A* (*E. 436-7-8-9*) et trois de type *B* (*431bis-2bis-3bis*). La descendance de tous ces hybrides, quel que soit leur type propre, est intermédiaire (α × β), avec un pourcentage de *A* assez élevé. La proportion de tachetés est voisine de 75 o/o.

Les résultats de cette nouvelle série d'élevages confirment l'existence d'une modification génotypique consécutive à l'hybridation, comme le faisait prévoir le recensement de la F_1.

D'une part, les « témoins » produits par autofécondation, choisis parmi les descendants des sujets en expérience avant le croisement, ont conservé leur pureté au point de vue des caractères de pigmentation et de la potentialité α ou β de la lignée originelle, quel que soit le phénotype phallique. Il en est de même pour quelques jeunes issus des pontes déposées après croisement, mais provenant certainement de l'autofécondation comme l'indique la persistance du caractère maternel non tacheté, récessif (*M. 141.111.26* et *E. 432*).

D'autre part, tous les sujets produits après croisement, dont la

Tableau XV

Croisements entre races euphalliques *et* aphalliques, *2e génération.*

Témoins et Parents F_1	Phénotypes				Total	Pigmentation		Nombre calculé *t*	Déviation	Aphallie		
	AT	*BT*	*At*	*Bt*		*T*	*t*			*A*	*B*	o/o *A*
914.1 *BT*	6	172			178	178				6	172	3,3
2 *AT*	10	140			150	150				10	140	6,6
3 *AT*	8	141			149	149				8	141	5,3
914.4 *AT*	80	53	41	12	186	133	53	46,5	6,5	121	65	65
5 *AT*	41	50	19	12	122	91	31	30,5	0,5	60	62	49,2
6 *AT*	87	58	29	15	189	145	44	47,25	3,25	116	73	61,3
7 *BT*	64	69	19	27	179	133	46	44,75	1,25	83	96	46,3
312.1 *BT*	4	117			121	121				4	117	3,3
312.2 *AT*	26	45	8	15	94	71	23	23,5	0,5	34	60	36,1
3 *AT*	18	31	4	13	66	49	17	16,5	0,5	22	44	33,3
4 *AT*	25	42	6	20	93	67	26	23,25	2,75	31	62	33,3
5 *BT*	41	33	16	6	96	74	22	24	2	57	39	59,3
6 *BT*	36	37	17	12	102	73	29	25,5	3,5	53	49	51,9
7 *BT*	34	33	11	12	90	67	23	22,5	0,5	45	45	50
141.111.21 *Bt*			83	5	88		88			83	5	94,3
26 *Bt*			98	5	103		103			98	5	95,1
141.111.23 *AT*	38	33	13	12	96	71	25	24	1	51	45	53,1
24 *BT*	37	48	15	15	115	85	30	28,75	1,25	52	63	45
25 *BT*	33	39	8	15	95	72	23	23,75	0,75	41	54	43,1
431 *At*			116		116		116			116		100
2 *At*			156	1	156		156			155	1	99,3
433 *AT*	68	43	26	14	151	111	40	37,75	2,25	94	57	62,2
4 *BT*	46	25	13	8	92	71	21	23	2	59	33	64,1
5 *BT*	98	40	29	14	181	138	43	45,25	2,25	127	54	70,1
6 *AT*	32	16	9	3	60	48	12	15	3	41	19	68,3
7 *AT*	40	8	13	1	62	48	14	15,5	1,5	53	9	85,5
8 *AT*	45	9	11	4	69	54	15	17,25	2,25	56	13	82,6
9 *AT*	36	12	14	6	68	48	20	17	3	50	18	73,5
431 *bis BT*	47	27	15	5	94	74	20	23,5	3,5	62	32	65,9
2 *bis BT*	47	26	19	6	98	73	25	24,5	0,5	66	32	67,3
3 *bis BT*	33	15	12	4	64	48	16	16	0	45	19	70,3

descendance indique la ségrégation mendélienne des caractères de pigmentation, ont donné un mélange d'individus *A* et *B* de composition sensiblement constante pendant la durée de récolte des pontes, mais intermédiaire entre les compositions caractéristiques des races croisées. Ce changement de potentialité n'est pas particulier aux seuls hybrides présentant le type phallique prédominant dans la race paternelle. C'est ainsi que, parmi les 23 hybrides dont j'ai parlé, on peut remarquer que des individus *B* provenant des croisements des catégories I et II, et des *A* dans les catégories III et IV présentent également la propriété de donner une descendance intermédiaire.

En dehors des croisements donnés en exemple, j'ai pu faire la même remarque au sujet de 22 hybrides *A* ou *B*, résultant de différents croisements $\beta \times \alpha$ et de 9 hybrides *A* ou *B*, provenant d'autres croisements $\alpha \times \beta$ soit au total chez 54 sujets F_1, dont la descendance autogame a été étudiée.

Ces résultats sont mis en évidence dans le tableau XVII indiquant la filiation des sujets élevés dans les deux expériences de croisement *E. 43* et *S. 914*.

Ces deux croisements, correspondant aux combinaisons réciproques $\alpha \times \beta$ et $\beta \times \alpha$ entre les deux races naturelles du Caire et de Dakar, ont été suivis au delà de la deuxième génération.

Troisième génération

Pour obtenir la troisième génération j'ai isolé, comme précédemment, quelques jeunes F_2 choisis dans la progéniture de deux hybrides F_1 l'un de type *A*, l'autre de type *B*, dans chacun des croisements suivis, comme l'indique le tableau généalogique.

La troisième génération provient donc des hybrides.

E. 433 (*A*) et *E. 434* (*B*) d'une part,

S. 914.4 (*A*) et *S. 914.7* (*B*) d'autre part.

Ces hybrides avaient donné, comme nous l'avons vu, quatre types de jeunes ; j'ai isolé deux représentants de chaque type, soit huit descendants F_2 par parent F_1.

Le recensement de la troisième génération, produite par les 32 sujets mis en élevage, est indiqué dans le tableau XVI, disposé de la même façon que celui de la deuxième génération. Il met en

évidence les données relatives à la répartition et à la fréquence des types pigmentaires et phalliques.

Au point de vue de la pigmentation, les 16 sujets non tachetés sont des récessifs purs et n'ont produit que des non tachetés. Parmi les 16 sujets tachetés dominants, 6 sont de race pure et 10 sont hétérozygotes.

Au point de vue des caractères phalliques, les pourcentages de *A* sont très variables, suivant les individus et, dans certains cas, on remarque qu'ils correspondent à ceux des races croisées. La représentation schématique du tableau généalogique XVII permet également de le constater.

Les résultats de ces trois générations d'élevage apportent quelques données au problème de l'hérédité de l'aphallie. Leur comparaison avec celles qui concernent l'hérédité de la pigmentation fait ressortir les particularités génétiques de l'anomalie qui nous occupe.

III. — Hérédité de la pigmentation.

L'élevage des lignées endogames indiquait la constance des caractères de pigmentation « tachetée » et « uniforme ». Les expériences d'hybridation montrent leur transmissibilité dans les croisements suivant le mode de l'hérédité alternative.

Le caractère tacheté se comporte comme une mutation dominante par rapport au caractère non tacheté ; je les désigne respectivement par les symboles *T* et *t*. Dans les croisements où intervient le dimorphisme pigmentaire, lorsque la femelle est du type tacheté, tous les jeunes *T T*, provenant de l'autofécondation, ou *Tt*, hybrides sont également tachetés. Lorsque la femelle est uniforme, *tt*, les hybrides F_1, *Tt*, sont tous tachetés comme le père et se distinguent facilement des jeunes *tt* provenant de l'autofécondation. Les hybrides ne paraissent pas moins intensément pigmentés que le parent dominant de race pure, mais dans leur descendance autogame, la ségrégation mendélienne se manifeste de façon typique. Les données numériques observées au recensement de la deuxième génération (tableau XV) et de la troisième, provenant des dix hétérozygotes étudiés (tableau XVI), correspondent, avec une approximation suffisante, aux proportions théoriques calculées pour le nombre de

Tableau XVI

Croisements entre races euphalliques *et* aphalliques, *3e génération.*

Parents F_2	Phénotypes				Total	Pigmentation		Nombre calculé *t*	Déviation	Aphallie		
	AT	*BT*	*At*	*Bt*		*T*	*t*			*A*	*B*	o/o *A*
433.1 *AT*	23	14	10	5	52	37	15	13	2	33	19	63,4
2 *At*			32	36	68		68			32	36	47,1
3 *BT*	8	18	2	6	34	26	8	8,5	0,5	10	24	29,4
4 *Bt*			45	21	66		66			45	21	68,2
5 *AT*		39		13	52	39	13	13	0		52	0
6 *At*			48	3	51		51			48	3	94,1
7 *BT*	41	23			64	64				41	23	64,1
8 *Bt*			1	63	64		64			1	63	1,5
434.1 *AT*	15	24	3	7	49	39	10	12,25	2,25	18	31	36,7
2 *At*			6	31	37		37			6	31	16,2
3 *BT*	12	47	2	17	78	59	19	19,5	0,5	14	64	17,9
4 *Bt*			1	56	57		57			1	56	1,7
5 *AT*	10	7			17	17				10	7	58,8
6 *At*			41	35	76		76			41	35	53,9
7 *BT*	1	55			56	56				1	55	1,8
8 *Bt*			3	110	113		113			3	110	2,6
914.41 *AT*	62	41			103	103				62	41	60,2
42 *At*			68	26	94		94			68	26	72,3
43 *BT*	23	31	5	11	70	54	16	17,5	1,5	28	42	40,0
44 *Bt*			7	51	58		58			7	51	12,1
45 *AT*	52	29			81	81				52	29	64,2
46 *At*			52	29	81		81			52	29	64,2
47 *BT*	5	40	1	21	67	45	22	16,75	5,25	6	61	8,9
48 *Bt*			9	59	68		68			9	59	13,2
914.71 *AT*	35	7	14	2	58	42	16	14,5	1,5	49	9	84,5
72 *At*			31	17	48		48			31	17	64,6
73 *BT*	3	55			58	58				3	55	5,2
74 *Bt*			45	30	75		75			45	30	60
75 *AT*	16	17	2	7	42	33	9	10,5	1,5	18	24	42,9
76 *At*			74	10	84		84			74	10	88,1
77 *BT*	5	34	1	13	53	33	14	13,25	0,75	6	47	11,3
78 *Bt*			21	39	60		60			21	39	35

descendants issus de chaque parent. La déviation indiquée dans une des colonnes est toujours inférieure à l'erreur probable, sauf dans les deux cas suivants où elle est encore très inférieure au double de l'erreur probable.

S. 914,4 : 186 descendants, déviation ± 6,5 $> m = 5{,}90$.
S. 914,47 : 67 descendants, déviation ± 5,25 $> m = 3{,}59$.

Si l'on totalise les résultats individuels de la deuxième génération, la concordance entre les proportions observées et les proportions théoriques est presque parfaite :

Descendants F_2 de *S. 914* . . .	502	Tachetés	+ 174	uniformes
» F_2 de *S. 312* . . .	401	»	+ 140	»
» F_2 de *M. 141.111.2* .	228	»	+ 78	»
» F_2 de *E. 43.* . . .	713	»	+ 226	»
Proportions observées	1.844	»	+ 618	= 2.462
» théoriques	1.846,5	»	+ 615,5	= 2 462
Déviation	— 2,5	»	+ 2,5	$< m = 21{,}4$.

Dans la troisième génération, parmi les 16 parents tachetés dont la descendance a été élevée, six sont de race pure et dix hétérozygotes, ce qui correspond bien à la proportion attendue, 1 *TT* pour 2 *Tt*. Ces derniers produisent les deux types pigmentaires suivant les proportions 3/1 soit au total :

Descendants F_3 de *S. 914* . . .	213	Tachetés	+ 77	uniformes
» F_3 de *E. 43.* . . .	200	»	+ 65	»
Proportions observées	413		+ 142	= 555
» théoriques	416,25		+ 138,75	= 555
Déviation	— 3,25		+ 3,25	$< m = 10{,}2$.

Le dimorphisme pigmentaire observé chez *Bulinus contortus* peut donc être attribué à l'influence d'un couple de facteurs mendéliens.

Les lois classiques du monohybridisme s'appliquent dans ce cas avec une exactitude sur laquelle j'ai voulu insister, car elle démontre, à mon avis, le libre jeu des combinaisons gamétiques chez un individu hybride isolé et la participation génétique du spermatozoïde autochtone : c'est-à-dire l'existence d'une amphimixie normale consécutive à l'autofécondation, comme je l'ai dit déjà (p. 51) après avoir étudié la cytologie de l'autofécondation.

IV. — Hérédité de l'aphallie.

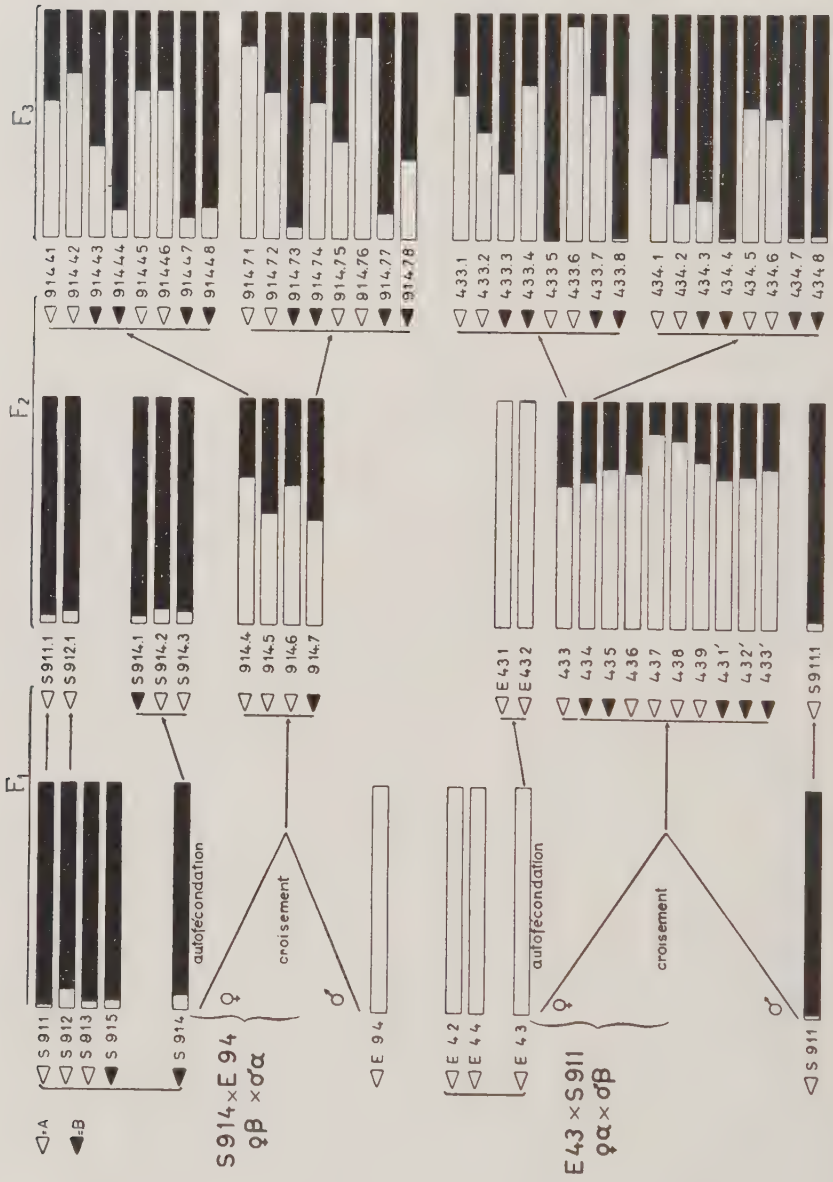
Le dimorphisme génital est caractérisé par deux structures anatomiques, nettement définies, qui proviennent comme nous l'avons vu, de l'évolution normale ou de l'involution précoce de l'ébauche particulière de l'appareil copulateur.

Dans les populations naturelles, les deux types *A* et *B* coexistent en proportions variables, mais, de l'examen de certaines récoltes (voir page 100), se dégage la notion statistique de races de Bulins euphalliques (Le Caire, etc.) et de races aphalliques (Dakar, etc.). Dans les générations successives, élevées par autofécondation au Laboratoire, à partir de certaines souches, la composition caractéristique de ces populations naturelles se retrouve également, tandis que l'élevage de Bulins provenant de la population mixte de Marrakech a donné naissance à plusieurs lignées constantes, mais de tendance différente. Les plus intéressantes produisent soit une majorité de *A* (lignées α) soit une majorité de *B* (lignées β), comme les races naturelles auxquelles j'ai fait allusion. Ces constatations conduisent à la notion de *caractères raciaux*, génotypiques.

Une des particularités des lignées isolées consiste dans l'apparition sporadique, au cours des générations successives, d'individus opposés au type général, c'est-à-dire dans l'apparition de quelques *B* dans les lignées α et de quelques *A* dans les lignées β. Ces individus ne constituent point des « mutations réserves ». J'ai constaté maintes fois que leur descendance autogame conserve la composition caractéristique de la lignée à laquelle ils appartiennent et la comparaison des résultats des croisements des catégories I et II ou III et IV montre qu'ils se comportent comme les individus typiques de leur lignée. Ils ont le caractère de simples *somations*.

D'autre part, le premier fait que révèlent les croisements entre races euphalliques et aphalliques est l'apparition, dans la descendance F_1 de l'individu fécondé, d'une quantité importante de jeunes, reproduisant le phénotype caractéristique de la race paternelle, quel que soit le sens du croisement, c'est-à-dire : l'apparition de *A*, à la suite du croisement $\varphi\ \beta \times \alpha$ (catégorie I et II) et de *B*, à la suite du croisement $\varphi\ \alpha \times \beta$ (catégorie III et IV). Il est naturel d'attribuer cette fois l'origine de ces jeunes à l'influence du *génome* paternel, transmis par le spermatozoïde étranger fécondant.

TABLEAU XVII. Généalogie des croisements S 914 et E 43.



Le caractère phallique des individus est symbolisé par le triangle placé à côté du numéro matricule. La proportion relative des *A* est figurée, pour faciliter les comparaisons, par l'étendue de la surface blanche dans les rectangles représentant les descendances ramenées à 100.

Au point de vue de la morphologie de l'appareil génital, ces jeunes ne se distinguent point des individus de type inverse, exceptionnels dans les lignées, mais, comme le montre l'élevage de la F_2, ils n'ont pas les mêmes propriétés génétiques. Au lieu de donner une descendance de composition α ou β, suivant les cas, ils produisent un pourcentage de A intermédiaire entre ceux des races parentes.

Mais les jeunes de type paternel, apparus après accouplement, ne sont pas les seuls à donner par autofécondation une descendance intermédiaire. Parmi les 54 sujets de première génération, provenant des divers croisements effectués, qui ont manifesté la même propriété, 20 sont de type maternel, issus des premières pontes déposées après l'accouplement. Il faut en conclure que les jeunes de type paternel ne sont pas les seuls hybrides et qu'un *certain nombre d'embryons provenant de la fécondation croisée réalise le phénotype le plus fréquent dans la race maternelle.* Cette interprétation est vérifiée par les données nouvelles apportées par les croisements que j'ai donnés en exemple où interviennent les caractères phalliques et pigmentaires. On constate, en effet, que non seulement les individus A, mais aussi des B provenant des combinaisons I et II, manifestent leur nature hybride par la ségrégation des types pigmentaires, d'une part, et par l'apparition des A et B dans leur descendance, en proportion intermédiaire entre les races parentes, d'autre part. Les croisements III et IV démontrent encore avec plus d'évidence, que, parmi les hybrides révélés dès la F_1 par la pigmentation dominante du mâle, une partie seulement présente en même temps le phénotype phallique de la race paternelle.

Les hybrides résultant du croisement paraissent donc susceptibles de réaliser indifféremment l'un ou l'autre des phénotypes phalliques; ainsi s'explique que des individus de type paternel apparaissent dans la descendance F_1 du sujet fécondé, quel qu'ait été le sens du croisement, mais leur fréquence traduit de façon incomplète l'influence de la fécondation croisée. Je reviendrai plus loin sur ce point particulier.

Quel que soit le type propre des hybrides F_1, si les caractéristiques des races croisées admettent un déterminisme génotypique, la ségrégation des génomes parentaux dans l'autofécondation des hybrides F_1 devrait donner théoriquement en F_2 :

— des individus à tendance α, en majorité de type *A*,
— des hybrides comme ceux de la F_1, indifféremment *A* ou *B*,
— des individus à tendance β, en majorité de type *B*.

Or, c'est précisément ce que l'on observe, si l'on cherche les relations entre les phénotypes *A* et *B* des jeunes F_2 et la tendance génétique qu'ils manifestent en produisant soit une majorité de *A* soit une majorité de *B*.

J'ai déjà signalé, en exposant les faits, que le pourcentage de *A* dans les différentes descendances F_3 était beaucoup plus variable que dans les descendances F_2. La représentation schématique, adoptée dans le tableau XVII où les sujets mis en élevage sont classés d'après leur filiation, en donne une idée objective. Il est encore plus suggestif de grouper les résultats d'après la fréquence croissante des *A*, comme je l'ai fait dans le tableau XVIII qui représente, avec les mêmes conventions, la composition des progénitures F_2 des 23 hybrides de première génération (graphique de gauche) et la descendance F_3 des 32 sujets de deuxième génération mis en élevage (graphique de droite).

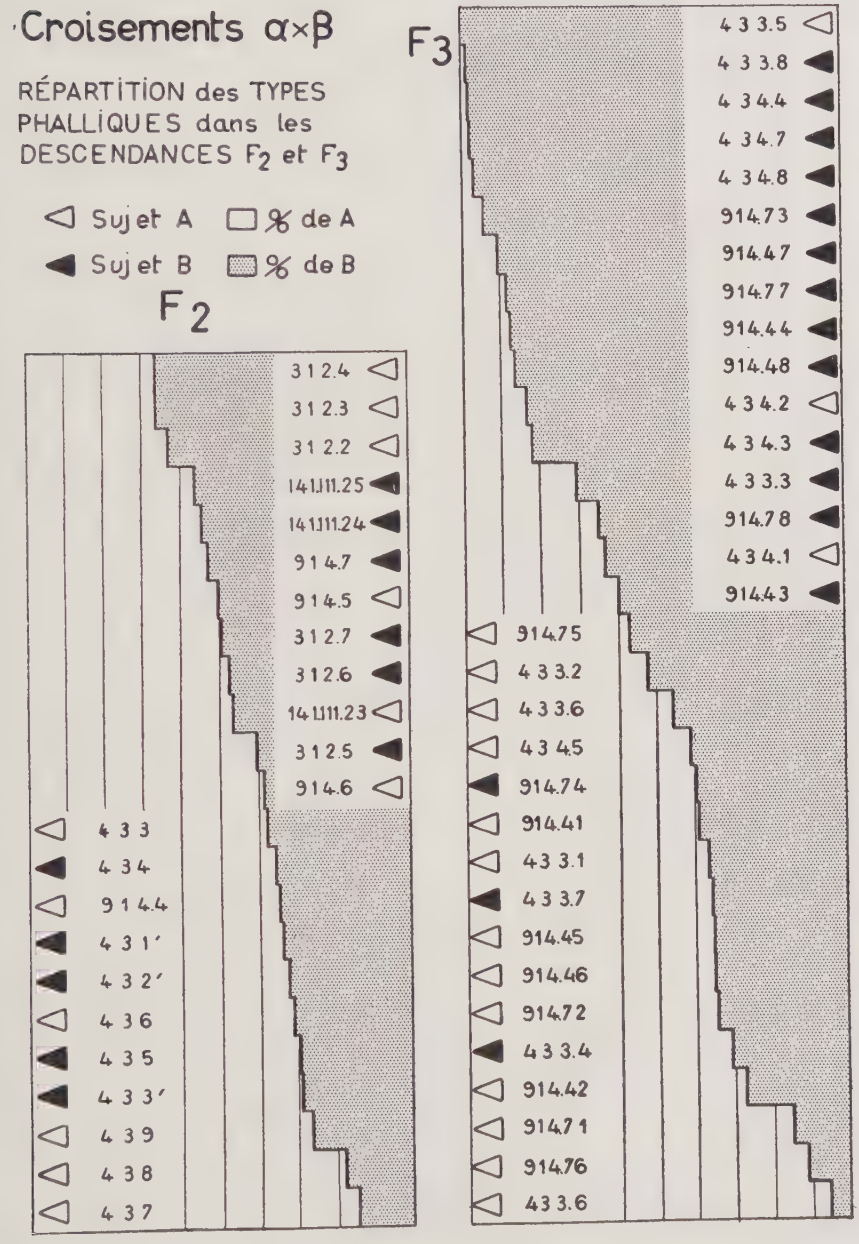
En F_3, la variabilité du pourcentage de *A* s'étend de 0 à 95 o/o et l'on remarque aussitôt que les parents de type *B* sont groupés en majorité dans le quart supérieur du tableau, à tendance β et les individus *A* dans le quart inférieur à tendance α (1). Ce groupement caractéristique correspond, à mon avis, à la ségrégation des génotypes des races parentes.

Afin de m'en assurer, j'ai choisi, parmi la progéniture des parents à tendances extrêmes, de nouveaux reproducteurs. Les résultats acquis montrent que les descendants de *433.5* et *914.73*, d'une part, ont bien les caractéristiques génétiques des représentants des lignées β et que les descendants de *433.6* et *914.76*, d'autre part, ont celles des lignées α.

Les caractères de pigmentation sont indépendants des caractères phalliques comme le montre leur répartition dans la descendance des individus hybrides. Aussi tranché que soit le dimorphisme

(1) Il faut remarquer cependant que, parmi les 32 parents de la F_3, un seul a donné plus de 90 o/o de *A*, tandis que 7 ont donné plus de 90 o/o de *B* et que *433.5*, qui est le seul à n'avoir donné que des *B* pendant la durée de l'expérience, est précisément un *A* bien typique. Il s'agit vraisemblablement d'un de ces *A*β, de type inverse, comme on en rencontre exceptionnellement dans les lignées β.

TABLEAU XVIII



génital, les caractères somatiques euphallique et aphallique ne se comportent pas comme les caractères qualitatifs généralement étudiés et dont les variétés pigmentaires offrent un exemple typique chez le même animal. Mes expériences de croisement montrent que les caractéristiques des races euphalliques et aphalliques, telles qu'on peut les définir d'après les résultats des élevages en lignées pures, admettent un déterminisme génotypique et que l'hérédité de l'aphallie entre par conséquent, dans le cadre des phénomènes mendéliens.

CHAPITRE V

LA FÉCONDATION CROISÉE CHEZ *BULINUS CONTORTUS*

J'ai constaté que les individus isolés de *Bulinus contortus* se reproduisent d'une façon tout aussi précoce et abondante que les sujets qui ont la possibilité de s'accoupler et l'existence de populations aphalliques ne peut guère se concevoir sans cette condition. Chez d'autres espèces au contraire (voir page 53), la fécondation croisée a une influence nette sur le déclenchement de la ponte ou sur la fécondité des œufs. Etant donnée la remarquable faculté d'autofécondation de *Bulinus*, il est impossible de mettre en évidence la fécondation croisée chez cette espèce, si l'on ne dispose pas de caractères héréditaires susceptibles d'indiquer par leur apparition chez les jeunes, à la suite de croisements appropriés, que l'activation de l'œuf qui leur a donné naissance doit être attribuée à un spermatozoïde étranger ou autochtone.

Le chapitre précédent a été consacré à l'étude génétique des deux ordres de caractères distinctifs rencontrés chez *Bulinus* afin de préciser leur valeur indicatrice au point de vue qui nous occupe.

Les premiers résultats des croisements entre races euphalliques et aphalliques m'avaient permis d'affirmer dans une note préliminaire (1934) que la fécondation croisée était efficace chez cette espèce, mais non exclusive de l'autofécondation et que son influence, mesurée d'après le pourcentage décroissant d'individus présentant le caractère paternel, allait en s'atténuant avec le temps. L'étude plus approfondie du déterminisme génotypique des caractères phalliques m'a permis de découvrir que le phénotype paternel n'apparaît que chez une partie des hybrides seulement et que la quantité des jeunes provenant de la fécondation croisée était par conséquent supérieure à ce qu'elle paraissait.

Les caractères de pigmentation, qui n'offrent pas le même intérêt en ce qui concerne la génétique pure, constituent un moyen d'analyse remarquable que j'ai utilisé en reprenant de nouvelles expérien-

ces destinées à étudier les rapports entre l'autofécondation et la fécondation croisée. C'est à l'exposé de leurs résultats que je consacre ce chapitre.

I. — Expériences de croisements.

Il s'agissait d'obtenir le croisement : *femelle non tachetée* $\times$ *mâle tacheté* et de récolter ensuite les œufs pondus par le parent femelle, par pontes ou par petits lots, pour suivre la variation des proportions de tachetés, hybrides indiquant l'influence de la fécondation croisée, et des non tachetés, provenant de l'autofécondation du parent femelle.

Dans ce but, j'ai isolé en novembre 1936 un certain nombre de jeunes appartenant aux lignées d'Egypte pures au point de vue des caractères pigmentaires. Les descendants de *E. 2*, *E. 32*, *E. 8* sont tous tachetés. Les descendants de *E. 4*, *E. 5*, *E. 7* et *E. 9*, que j'ai élevés pendant plusieurs générations, sont tous dépourvus de taches. Lorsque des Bulins euphalliques isolés, conservés en étuve et bien nourris, sont mis en présence, il n'est pas rare qu'ils cherchent à copuler, mais les tentatives prolongées en restent souvent à la phase préliminaire, sans que l'accouplement véritable ait lieu. J'ai constaté à plusieurs reprises que des jeunes, réunis par couples un certain nombre de fois sans que le croisement ait été effectif, ne manifestaient plus aucune affinité au cours de rapprochements réitérés. C'est pourquoi j'ai procédé, avec le matériel isolé en vue des expériences de croisements, à plusieurs séries espacées, pendant lesquelles les jeunes ont été réunis par couples. Entre ces périodes, j'ai récolté les pontes produites par les deux sujets. L'examen de la descendance des Bulins non tachetés offre seul quelque intérêt. J'ai déjà indiqué, à propos des techniques d'élevage (voir p. 15), les conditions dans lesquelles ont été effectuées ces recherches.

Ces expériences utilisent uniquement des Bulins de mes élevages descendants de la souche du Caire ; je pense cependant que les résultats ont une valeur générale puisqu'ils s'accordent avec ceux des croisements, exposés au chapitre précédent, dans lesquels intervenaient des représentants de la souche de Marrakech et de Dakar.

Pour donner un exposé d'ensemble des expériences de croisements

j'ai groupé les résultats dans le tableau XXIII qui les résume, en indiquant les triages des lots de pontes successivement récoltés. Le nombre de jeunes tachetés est indiqué sur la ligne inférieure, le nombre de jeunes non tachetés sur la ligne supérieure. Le pourcentage d'individus tachetés est représenté schématiquement par l'étendue de la zone grisée dans l'espace correspondant à chaque lot. Voici du reste quelques indications supplémentaires, extraites de mes protocoles, dans l'ordre adopté pour le tableau.

Les tentatives de croisements, ont été reprises pendant quatre périodes en réunissant en douze couples des individus tachetés et non tachetés, isolés, de taille équivalente :

1re période, décembre 1936, quelques jeunes isolés depuis le mois de novembre, avaient déjà commencé de pondre. Les animaux étaient tous au début de leur activité génitale et restèrent par couples pendant une semaine au cours de laquelle plusieurs pontes furent déposées dans tous les bocaux, indiquant la maturité des sujets.

2e période, du 12 au 21 janvier 1937, les mêmes couples ont été réunis sous observation continue. Tous les sujets étaient en pleine activité génitale.

3e période, du 8 au 13 février, quelques couples ont été réunis à nouveau dans les mêmes conditions d'observation.

4e période, du 3 au 12 mars, certains couples reconstitués ont été laissés sans surveillance. Il est peu probable que l'accouplement effectif se soit produit plus d'une fois pendant cette période, pour les cas positifs.

D'après mes notes d'élevage, voici l'explication des croisements indiqués sur le tableau.

E. 421.1 avait déjà commencé de pondre avant la première période pendant laquelle il a été fécondé ; des jeunes tachetés sont apparus dans sa descendance. Un deuxième accouplement a eu lieu le 13 I, mais n'a produit aucune augmentation sensible de la proportion de tachetés qui continue à décroître régulièrement jusqu'au 12.II. Le couple a été reconstitué pendant la quatrième période et l'accouplement s'est produit à nouveau ; les lots de pontes récoltés jusqu'au 6.IV constituent la série **421.1'**.

E. 431.3 a été fécondé pendant la 1re période, puis le 14.I, les pontes récoltées jusqu'au 12.III indiquent la décroissance régulière de la fécondation croisée ; dans les deux derniers lots jusqu'au 26.III on observe encore un tacheté.

E. 723 a été fécondé pendant la 1re période et le 13.I ; les lots de pontes récoltés contiennent des tachetés jusqu'au 10.III.

E. 514 a été fécondé pendant la 1re période. L'accouplement n'a pas eu lieu au cours des tentatives de la 2e période, mais il s'est produit le 12.II. Cependant les pontes recueillies jusqu'au 20.III ne contiennent qu'exceptionnellement des hybrides.

E. 432.1 aucun accouplement pendant les 1re et 2e périodes, le sujet s'est reproduit par autofécondation du 15.XII au 9.II où l'accouplement a été observé. Dans les pontes, récoltées ensuite jusqu'au 9.IV, apparaissent des tachetés jusqu'au 23.III.

E. 513 malgré des tentatives répétées, aucun accouplement jusqu'au 10.II. Mais je n'ai observé de tachetés exceptionnels qu'après la 4e période.

E. 512 du début de XII au 3.III aucun accouplement avec *E. 233*. Pendant la 4e période, le sujet a été fécondé par *E. 213*, qui avait déjà servi dans d'autres croisements, les pontes récoltées jusqu'au 16.IV contenaient encore des hybrides.

E. 431.4 a été fécondé pour la première fois le 12.I puis seulement pendant la 4e période par *E. 236*, déjà utilisé pour d'autres croisements avec *E. 514*, où son influence ne s'était guère manifestée. Ici les pontes récoltées du 13.III au 20.IV contiennent des hybrides.

E. 724 a été fécondé au cours des 2e, 3e et 4e périodes et toute la série de pontes récoltées du 13.III au 2.VI, où le sujet est mort, contenaient des hybrides.

E. 971 n'a pas été fécondé pendant les 3 premières périodes et n'a donné que quelques hybrides exceptionnels après la 4e.

Pour deux autres couples, aucun accouplement n'a pu être obtenu, malgré changement de mâle au cours des 4 périodes. Les sujets s'étant uniquement reproduits par autofécondation, les résultats fournis par l'examen de leurs descendances ne figurent pas au tableau.

II. — Résultats des expériences de croisements.

A. — *Preuves de la fécondation croisée.*

Les résultats de ces expériences sont bien nets et montrent que la fécondation croisée est possible chez un animal aussi complètement hermaphrodite que *Bulinus*, dont la faculté d'autofécondation est développée au plus haut point.

Dans la plupart des cas où l'accouplement a été observé, la première ponte déposée après fécondation donne naissance à un certain nombre de jeunes hybrides, présentant le caractère paternel de pigmentation. Dans certaines expériences, cette première ponte a été déposée le lendemain de la séparation du couple, ce qui prouve que les spermatozoïdes étrangers, dans l'espace de 24 heures, ont le temps d'atteindre les ovocytes et que ceux-ci sont fécondés très peu de temps avant la ponte, comme le faisait prévoir l'étude cytologique.

Dans les croisements **513** et **514**, bien que l'accouplement ait été observé de façon certaine, la fécondation a eu peu d'efficacité. Les jeunes hybrides apparaissent de façon tout à fait exceptionnelle. Il en est de même dans le cas **971** où l'accouplement n'a pas été observé, mais a sans doute eu lieu pendant la 4e période.

Les tentatives infructueuses sont elles-mêmes instructives, elles montrent que, chez *Bulinus*, la copulation n'a aucune influence sur

le déclenchement de la ponte. Beaucoup d'individus se reproduisent par autofécondation, bien qu'ils aient eu la possibilité de s'accoupler à l'approche de la maturité génitale. J'ai déjà dit que les individus isolés ne présentaient aucun retard dans leur activité génitale par rapport aux individus élevés en vrac.

Dans mes premiers essais de croisements entre races euphalliques et aphalliques, je n'avais pu obtenir de résultats qu'en croisant des individus jeunes et j'avais émis l'idée (1934) qu'une fois le mode de reproduction par autofécondation établi, la fécondation croisée n'avait peut-être que peu de chances de se produire. Mes nouvelles recherches montrent que l'autofécondation, même établie, n'est pas un mode exclusif. C'est ainsi que le sujet **432.1** s'est reproduit par autofécondation du 15 décembre au 9 février et a pu être fécondé efficacement ensuite. Le sujet **512** n'a été fécondé qu'entre le 3 et le 12 mars après s'être reproduit pendant trois mois par autofécondation.

Il apparaît donc que, quelle que soit la phase du cycle vital où la copulation intervienne, le sperme étranger qu'elle apporte peut aussitôt assurer la fécondation de la majorité des ovocytes.

B. — *Influence durable de la fécondation croisée.*

Le fait que *Bulinus contortus* dépose des pontes nombreuses mais peu importantes permet de suivre, en les récoltant isolément ou par petits lots successifs, la variation des proportions relatives d'œufs inséminés par du sperme autochtone ou étranger.

Dans ma série d'expériences, huit croisements sont particulièrement intéressants à ce point de vue. Bien que les lots soient rares qui ne contiennent que des jeunes tachetés (le plus souvent leur composition est mixte), l'influence de l'hybridation prédomine pendant un certain temps sur l'autofécondation. Le pourcentage de jeunes hybrides augmente parfois au début, dans les premiers lots, puis il décroît régulièrement par la suite et l'autofécondation tend à devenir le seul mode de reproduction.

La représentation schématique adoptée dans le tableau général (Tableau XXIII) indique bien cette diminution de la fréquence des hybrides, mais les différents lots correspondent à des intervalles de temps très variables et comprennent un plus ou moins grand nom-

TABLEAU XIX. — *Influence de la fécondation croisée en fonction du temps.*

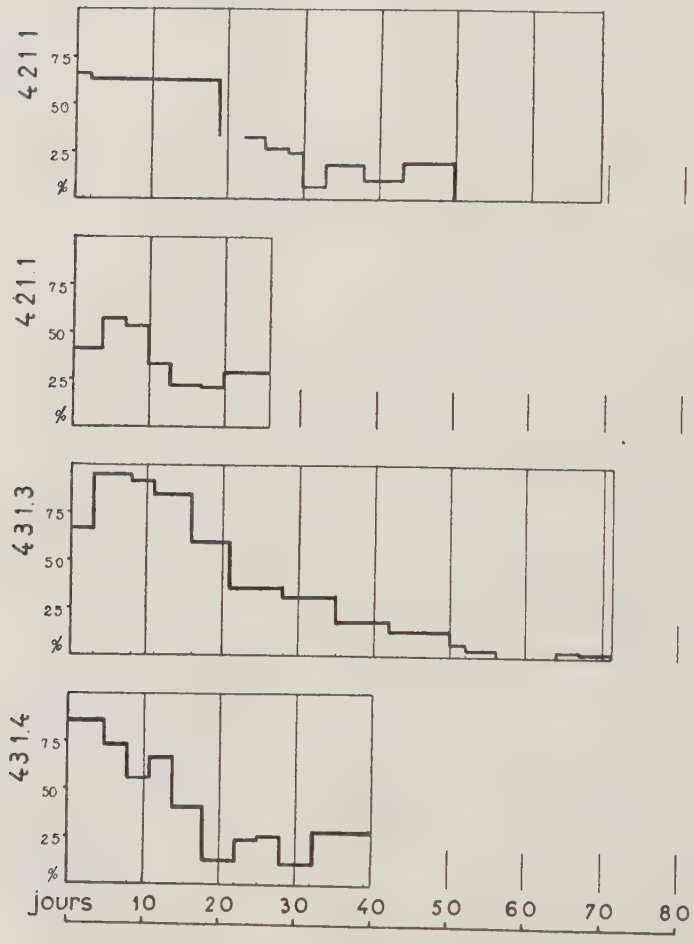


TABLEAU XIX'. — *Influence de la fécondation croisée en fonction du nombre d'œufs pondus.*

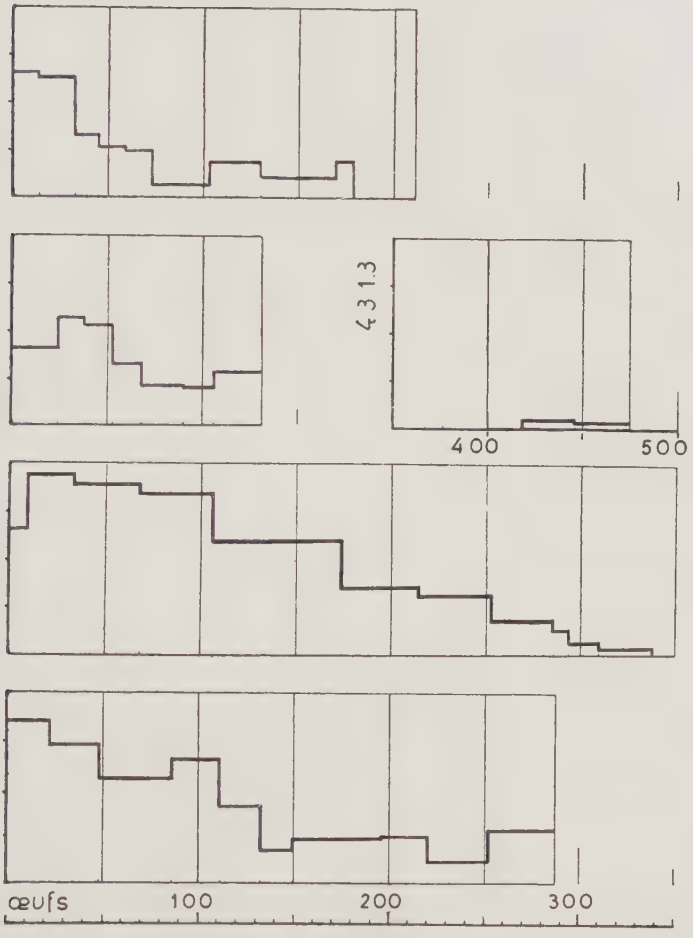


TABLEAU XX. — *Influence de la fécondation croisée en fonction du temps.*

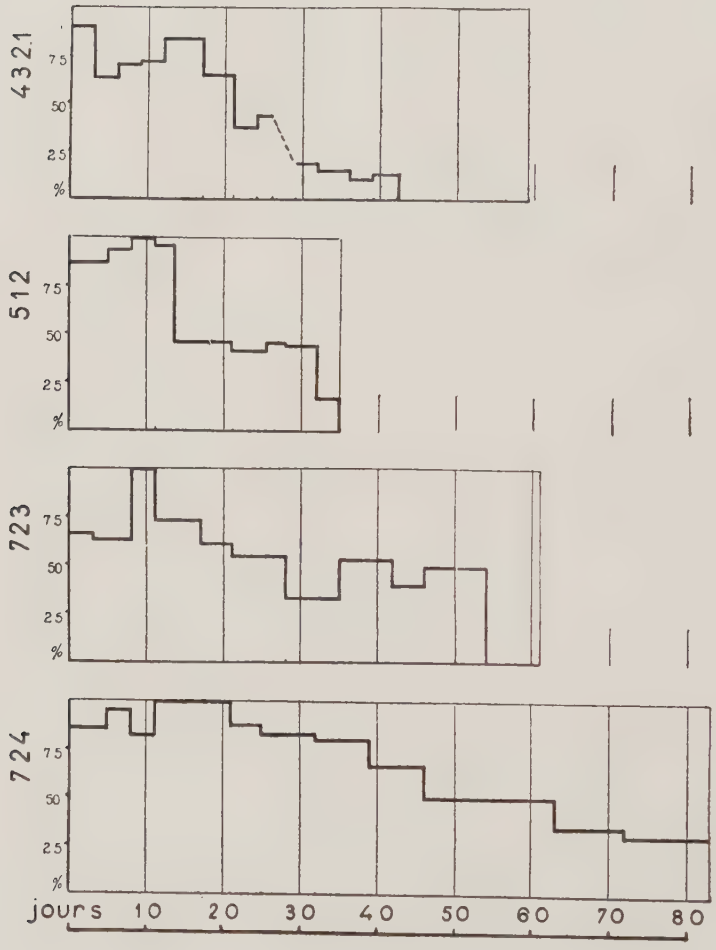


TABLEAU XX'. — *Influence de la fécondation croisée en fonction du nombre d'œufs pondus.*

bre d'œufs pondus. Il n'est pas logique de leur attribuer une valeur égale. C'est pourquoi, d'après mes protocoles d'élevage, j'ai établi dans le cas des huit croisements les plus intéressants, deux séries de graphiques montrant les variations relatives des deux modes de fécondation.

La première série (Tableaux XIX et XX) est établie en fonction du temps exprimé en jours écoulés depuis que l'animal fécondé a été remis en élevage isolé. Elle indique donc la durée de conservation à l'état actif du sperme étranger reçu lors de l'accouplement.

La deuxième série (Tableaux XIX′ et XX′) est établie en fonction du nombre d'œufs pondus, dont j'avais pris note ; elle indique donc l'utilisation des spermatozoïdes accumulés.

Dans les deux graphiques relatifs au même croisement, placés en regard, la succession des paliers correspondants aux lots récoltés est naturellement la même, mais leur étendue est différente. Le rapport des surfaces situées de part et d'autre du trait fort donne l'idée de l'importance relative des deux modes de fécondation pendant la durée des expériences, dont plusieurs ont été interrompues avant l'épuisement du stock de spermatozoïdes étrangers. Ceci tient à ce qu'il est impossible de savoir avant l'éclosion si les embryons seront tachetés ou non (comme on le peut dans le cas d'une mutation albinos). Ici, les caractères de pigmentation n'apparaissent qu'une quinzaine de jours après l'éclosion et la durée de récolte des pontes a été fixée le plus souvent de façon arbitraire, les triages étant effectués un ou deux mois plus tard lorsque les caractères sont bien distincts et la taille des jeunes suffisante.

Si l'on classe les croisements observés d'après la durée pendant laquelle s'est manifestée l'influence de l'hybridation, comme je l'ai fait dans le tableau XXI, on peut constater, en se reportant aux indications données page 155, que la durée est d'autant plus grande que l'accouplement a été répété. Tout au moins la concordance des résultats donne l'idée d'une relation possible de causalité analogue à celle que Emura et Ikeda (1934) ont signalée chez *Bradybæna*. Chez cette espèce, qui ne présente qu'une très faible capacité d'autofécondation, la fécondité est fonction du nombre d'accouplements, donc de la quantité de sperme reçue. Il est fort possible que chez *Bulinus* le facteur quantitatif, sans être le seul, joue un rôle important dans l'efficacité et la durée de la fécondation croisée.

C. — *Développement des hybrides.*

J'ai constaté, en examinant les jeunes ayant atteint une taille suffisante pour être triés, que, d'une façon générale, les individus tachetés étaient plus développés que les individus non tachetés de race maternelle pure. Cette différence est assez nette dans les populations mixtes élevées dans un même bocal et issues d'une seule ponte récoltée à part, donc dans les meilleures conditions d'homogénéité en ce qui concerne les facteurs de milieu.

Dans le tableau XXII j'ai réuni quelques données numériques provenant de mesures effectuées sur des populations mixtes. Les lots étudiés sont désignés par une lettre qui indique leur place dans le tableau général des expériences de croisement ; chacun comprend les descendants d'une seule ponte. Dans les colonnes de droite sont indiquées en regard : la taille moyenne des jeunes tachetés et la taille moyenne des jeunes non tachetés. Dans treize lots sur quatorze, la taille moyenne des tachetés est nettement supérieure. Il faut noter cependant que les variations individuelles extrêmes dépassent souvent la différence des moyennes.

Cette prépondérance de développement des hybrides doit-elle être considérée comme une manifestation d'*hétérosis* à la suite du croisement entre des individus appartenant à des lignées maintenues par endogamie pendant plusieurs générations ? Je ne puis l'affirmer en l'absence du terme de comparaison que fourniraient des jeunes tachetés de race pure. Elle tient peut-être à une caractéristique de croissance propre à la race tachetée, transmissible aux hybrides.

III. — Données génétiques relatives à la fécondation chez les Pulmonés.

L'influence de l'accouplement sur le déclenchement de la ponte est évidente chez les espèces qui sont normalement stériles à l'état vierge, comme les Hélicidés. J'ai montré au chapitre IV, consacré à l'étude de la capacité d'autofécondation dans le groupe des Pulmonés, que, parmi les Basommatophores, il en était de même chez quelques Planorbidés, en particulier chez *Planorbis carinatus*. Mais, une fois la ponte déclenchée, seules les données génétiques

peuvent indiquer le mode de fécondation. Le cas des faux hybrides des *Cepæa*, bien qu'il ne soit pas entièrement élucidé, donne à penser que l'autofécondation pourrait se substituer à la fécondation croisée, après que celle-ci aurait déclenché l'activité génitale (cf. Lang, 1912). C'est ainsi que Brockmeier (1888) ne savait s'il devait attribuer à l'autofécondation les pontes déposées pendant plusieurs années successives par des Hélicidés isolés après accouplement. Lang (1904), dans ses recherches génétiques sur les *Cepæa*, a pu montrer qu'un individu fécondé en 1900, puis isolé, avait donné des jeunes hybrides pendant quatre saisons de pontes, jusqu'en 1903. Un exemple analogue de conservation des spermatozoïdes actifs pendant seize mois, a été constaté par Emura et Ikeda (1934) chez *Bradybæna similaris*, espèce douée d'une très faible faculté d'autofécondation.

Il va sans dire que, dans le cas des espèces autofécondes, les données génétiques sont encore plus nécessaires pour l'étude du problème qui nous occupe et qui a été rarement envisagé de cette façon. Peu de variations ont été étudiées au point de vue de leur hérédité chez les Mollusques. Il apparaît du reste, que bien des variations discontinues comme l'albinisme, la sinistrorsité, etc. sont tantôt héréditaires, tantôt purement somatiques. Pelseneer (1920) et Lamy (1935) en donnent de nombreux exemples.

Parmi les caractères héréditaires, certains se prêtent peu à une analyse des modes de fécondation.

Il en est ainsi de certains caractères conchyliologiques, comme le raccourcissement de la spire dans la variété « Stelfox » de *Limnæa peregra* (Boycott et Diver, 1930, p. 55), ou dans la race lacustre *bodamica* de *L. stagnalis* (Piaget, 1929, p. 425). Les hybrides résultant du croisement avec la forme typique présentent un polygone de variation intermédiaire entre ceux des races parentes. La sinistrorsité, à cause de son hérédité retardée d'une génération (*L. peregra*, Boycott et Diver 1930), est également impropre à définir, de façon nette, dès la F_1, la présence des hybrides.

Les caractères de pigmentation, comme je l'ai montré pour *Bulinus contortus*, sont de bons indicateurs. Oldham (1928) et Bœttger (1932) ont effectué des croisements entre les différentes variétés de *Planorbis corneus* ; il semble qu'ils n'ont observé que la fécondation croisée. Chez les Limnées, Honigmann (1908) a élevé les variétés albinos *L. ovata kœhleri* et *L. stagnalis bungei*

TABLEAU XXI. — *Influence de la répétition des accouplements.*

N°	Accouplements	Période d'influence de la fécondation croisée				
		Durée (jours)	Nombre d'œufs pondus	Nombre de jeunes étudiés	Tachetés (croisement)	Non tachetés (autogamie)
421.1'	1 fois	$\geqslant$ 26	131	120	43	77
512	»	$\geqslant$ 35	248	209	118	91
432.1	»	42	294	200	90	110
431.4	2 fois	$\geqslant$ 39	287	246	106	140
421.1	»	50	179	136	33	103
723	»	56	175	127	80	47
431.3	»	57 (1)	338	208	97	111
724	3 fois	$\geqslant$ 82	276	201	148	53

(1) En ne tenant compte que des pontes récoltées jusqu'au 12 mars. (Voir page 155).

TABLEAU XXII. — *Taille comparée des hybrides et des jeunes de race pure.*

Croisement	Indice de la ponte	Nombre d'œufs	Nombre de jeunes étudiés	Nombre de tachetés	Nombre de non tachetés	Tailles moyennes (en mm.)	
						Tachetés (hybrides)	Non tachetés (récessifs purs)
421.1 (× *216*)	A	12	12	4	8	3,32	$>$ 3,12
»	B	14	11	3	8	3,53	$>$ 3,25
»	C	14	12	3	9	3,00	$>$ 2,77
»	D	14	14	8	6	4,25	$>$ 3,85
»	E	17	15	8	7	4,32	$>$ 3,87
431.3 (× *321,1*)	F	9	9	6	3	3,11	$<$ 3,43
723 (× *213*)	G	6	4	3	1	4,50	$>$ 3,20
432.1 (× *321,2*)	H	10	10	9	1	3,39	$>$ 3,20
»	I	14	13	5	8	3,38	$>$ 3,10
»	J	15	9	4	5	3,20	$>$ 3,04
512 (× *213*)	K	9	8	7	1	4,30	$>$ 3,50
»	L	13	12	11	1	3,89	$>$ 3,40
»	M	16	15	7	8	4,31	$>$ 3,86
431.4 (× *236*)	N	17	15	2	13	5,10	$>$ 4,13
Total		180	159	80	79		

pendant plusieurs générations, mais n'a pas tenté de croisement.

Boycott et Diver (1930), au contraire, ont judicieusement utilisé, dans leurs recherches sur la sinistrorsité chez *L. peregra,* la variété dépigmentée (mutation apparue à trois reprises dans leurs élevages). Au point de vue des rapports entre l'autofécondation et la fécondation croisée, dont ils parlent incidemment, on peut retirer les indications suivantes du mémoire de ces auteurs (1930, p. 55). Les expériences de croisement entre albinos et pigmentés montrent que les spermatozoïdes étrangers ont l'avantage : un albinos fécondé par un pigmenté produit d'abord uniquement des jeunes pigmentés, mais ensuite (sans nouvelle copulation), il produit des albinos montrant qu'il est susceptible d'utiliser ses propres spermatozoïdes lorsqu'il a épuisé ceux qu'il avait reçus du mollusque pigmenté. L'utilisation des deux lots de spermatozoïdes interfère pendant un court délai. A titre d'exemple, les auteurs citent seulement le cas d'un albinos qui, après avoir séjourné un mois en compagnie d'un pigmenté, produisit pendant le mois suivant 63 pigmentés et 11 albinos et ensuite 1 pigmenté et 78 albinos. Les auteurs indiquent également, en note infrapaginale (p. 71), que des œufs donnant naissance à des jeunes portant les caractères paternels peuvent être pondus dès le surlendemain de l'accouplement.

On voit d'après ces observations que, chez *L. peregra*, comme chez *Bulinus contortus*, l'influence de la fécondation croisée peut se faire sentir très rapidement et pendant un certain laps de temps.

Dans son étude sur la fécondation chez *Philomycus*, Ikeda (1937) indique deux croisements entre individus pigmentés et albinos qui s'étaient déjà reproduits par autofécondation et avaient donné des descendances pures. Les pontes déposées par les sujets albinos fécondés contiennent des jeunes pigmentés (1). Bien que l'espèce soit douée d'une faculté d'autofécondation développée, la fécondation croisée s'est produite, mais, comme les masses d'œufs sont abondantes et peu nombreuses, il est difficile de suivre la transition entre les deux modes de fécondation, comme on peut le faire chez *Bulinus*.

(1) Voici les résultats donnés par Ikeda (1937, tableau XVIII, p. 111, en rectifiant une erreur d'impression) :

parent albinos n° 14,	1re ponte :	34 pigmentés et	2 albinos
	2e ponte :	7 »	
parent albinos n° 15,	1re ponte :	2 »	et 44 albinos
	2e ponte :		6 albinos.

Künkel (1916, p. 419) a certainement trouvé un individu albinos de *Limax cinereoniger* qui avait été fécondé par un pigmenté et dont tous les descendants furent pigmentés. L'un d'eux a donné par autofécondation une progéniture où la ségrégation s'est manifestée. Il ne paraît pas avoir utilisé les jeunes albinos, qui se sont reproduits par autofécondation, à de nouvelles expériences de croisement. Enfin Luther (1915) a également trouvé un individu adulte d'*Agriolimax reticulatus* albinos dont les pontes successives, obtenues en élevage, donnèrent naissance à des jeunes pigmentés mélangés à des albinos. Mais on ne peut savoir si ces derniers provenaient de la fécondation antérieure du parent par un hétérozygote ou de l'autofécondation, comme le croit l'auteur ; cette faculté paraît d'ailleurs exceptionnelle chez *A. reticulatus* et je n'ai pas relevé d'indications à son sujet dans les résultats des croisements effectués par Luther, qui suivent les lois de l'hybridation mendélienne.

En ce qui concerne les données génétiques relatives au groupe des Pulmonés, on peut conclure que, dans tous les cas où l'inversion de symétrie ou bien les caractères de variétés conchyliologiques ou pigmentaires se sont maintenus en lignées pures, les expériences de croisement ont montré que l'hybridation était possible. Cela est vrai non seulement chez les espèces (Hélicidés, Planorbidés) qui ne se reproduisent guère sans avoir été fécondées, mais encore chez les espèces douées d'autofécondation. Il faut donc admettre que, malgré la réunion normale dans un même individu des éléments sexuels susceptibles de réaliser l'amphimixie, les spermatozoïdes étrangers apportés par l'accouplement, peuvent atteindre les ovocytes avant que ceux-ci ne soient fatalement inséminés par les spermatozoïdes de l'animal lui-même.

D'après les expériences portant sur des espèces autofécondes que je viens de résumer, on voit que les données génétiques, éclairant les rapports entre les deux modes de fécondation possibles sont rares et fragmentaires. Les seules indications de Boycott et Diver et de Ikeda, montrant que l'avantage dans l'insémination, appartient aux spermatozoïdes étrangers, permettent difficilement de suivre dans le temps la transition entre les deux modes de fécondation. La prépondérance de la fécondation croisée serait plus nette dans le cas de *Limnæa peregra* que dans celui de *Bulinus* et cette différence est sans doute à rapprocher du fait que les Limnées de

cette espèce, élevées par couples, sont plus précoces que les individus isolés, leur faculté d'autofécondation est donc moins développée que celle du Bulin.

Mes expériences sur *Bulinus* établissent de façon certaine que l'autofécondation n'est pas le mode exclusif de reproduction de ce Pulmoné. La fécondation croisée peut être efficace, même chez des individus en pleine autogamie ; son influence se manifeste dès les premières pontes qui suivent l'accouplement et pendant plusieurs semaines ou pendant quelques mois. Ces faits étant bien établis, il importe de rechercher les spermatozoïdes étrangers dont nous connaissons l'efficacité.

CHAPITRE VI

CONSERVATION ET MIGRATION DES SPERMATOZOÏDES APPORTÉS PAR L'ACCOUPLEMENT

Les expériences d'ordre génétique, qui démontrent l'existence de la fécondation croisée chez *Bulinus contortus* et l'intervention durable des spermatozoïdes apportés par l'individu qui a joué le rôle de mâle, conduisent à rechercher le lieu de conservation de ces éléments fécondants et leurs relations avec les spermatozoïdes autochtones. Comme on ne peut distinguer, d'après un critérium morphologique, les spermatozoïdes de deux individus différents et que la petite taille et la conformation des animaux paraissent s'opposer à toute intervention expérimentale directe, bien des points restent obscurs dans la physiologie du tractus génital pendant les différentes phases de l'activité reproductrice.

Le vagin, ou l'atrium, présente chez les Pulmonés, d'une façon très constante, un diverticule auquel est généralement attribué un rôle important dans les phénomènes de fécondation : c'est la poche copulatrice ou réceptacle séminal. Il doit son nom à la présence du sperme que l'on y constate fréquemment pendant la période d'accouplement. Prévost (1833), qui l'avait déjà remarqué chez *Limnæa palustris*, pensait que la vésicule contenait le liquide séminal en réserve et Baudelot (1863) conclut son étude méticuleuse de l'appareil génital de divers Gastéropodes en exprimant la même idée : « Les œufs ne seraient fécondés qu'au terme de leur développement par le liquide séminal déposé dans l'intérieur de la poche copulatrice ». Nous avons déjà vu que certains auteurs interprétaient la communication supplémentaire qui relie cet organe à la voie mâle chez quelques Stylommatophores, comme un dispositif permettant le passage préalable et nécessaire du sperme autochtone dans la poche copulatrice chez un individu isolé; on avait pensé que les Basommatophores étaient susceptibles de recourir à l'autocopulation dans le même but. Ces différentes hypothèses m'ont conduit à étudier la

structure de la poche et son contenu : d'abord chez des animaux vierges, puis chez des animaux fécondés, pendant les différentes étapes de leur cycle vital, afin de pouvoir établir une comparaison.

I. — Etude de la poche copulatrice.

Chez *Bulinus contortus*, la poche copulatrice (fig. 4, *Pc*), reliée par un seul canal au vagin, est constituée par une vésicule renflée en ampoule terminale. L'enveloppe de cette vésicule est peu épaisse et comprend un épithélium interne et une mince couche musculo-conjonctive externe. Chez l'animal jeune, l'épithélium de la vésicule est uniformément composée de cellules assez hautes portant une bordure en brosse. Plus tard, le fond de la poche est tapissé d'un épithélium à cellules cubiques dont la hauteur varie suivant le degré d'extension de la paroi. La bordure en brosse a disparu et le cytoplasme est finement granuleux. Dans la partie inférieure de la poche la structure forme transition avec celle du canal qui rejoint le vagin ; les cellules épithéliales deviennent plus hautes et ciliées. L'assise musculaire sous-jacente est composée de fibres longitudinales et des faisceaux de fibres circulaires apparaissent dans la couche externe. Le canal, qui est court chez *Bulinus*, a en effet une forte tunique musculaire avec des cellules de Leydig disposées dans les couches conjonctives intercalaires et la lumière est obstruée par les replis de l'épithélium très fortement cilié qui se raccorde avec celui du vagin.

La structure de la poche correspond à celle que décrit Dorello (1925-1926) chez *Helix*. Slugocka (1913) ne parle pas de la présence de cils dans le canal de la poche chez *Physa*. Soos (1935) figure, chez *Planorbis corneus*, des cellules épithéliales glandulaires plus hautes que celles de *Bulinus* mais la disposition des assises pariétales est fondamentalement la même.

Chez les animaux jeunes n'ayant pas encore atteint la maturité génitale, la poche copulatrice est déprimée et blanchâtre. Chez les adultes, elle est généralement gonflée, rarement distendue et contient un liquide épais et des amas coagulés rougeâtres, dont la teinte, visible par transparence à travers les parois minces, donne à l'organe cet aspect caractéristique qu'il présente chez tous les Pulmonés.

A. — *Contenu de la poche copulatrice chez les individus vierges.*

La poche copulatrice des individus immatures ne contient que du mucus peu abondant. Chez les individus adultes, vierges mais ayant déjà pondu, la poche copulatrice contient un coagulum de plus en plus abondant, dont la constitution est difficile à déchiffrer sur les coupes et souvent des colonies bactériennes surtout nombreuses à la périphérie et au fond de la poche. Le centre est occupé par des amas granuleux, ne prenant ni les colorants plasmatiques ni les colorants nucléaires habituels, et par d'autres amas anhystes qui retiennent au contraire fortement soit les colorants acides soit l'hématoxyline. Parmi ces derniers on peut distinguer dans quelques cas des noyaux somatiques à différents états de pycnose, dont la structure est très altérée et quelques sphérules de 1 à 2 μ.

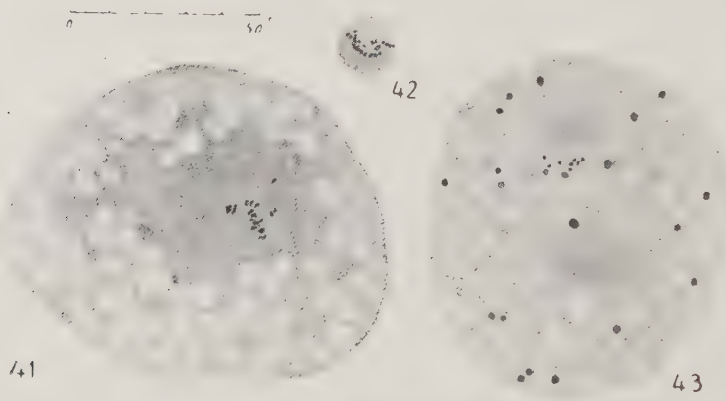
J'ai surtout recherché la présence de spermatozoïdes, mais je n'ai presque jamais trouvé d'éléments qu'on puisse interpréter comme tels, même chez les individus en pleine activité reproductrice. Chez un Bulin adulte, qui venait de fonctionner comme mâle dans un croisement, j'ai trouvé un seul spermatozoïde net, avec une tête conique accompagnée d'un fragment de flagelle bien reconnaissable à ses deux filaments spiraux. Je considère donc la présence de spermatozoïdes autochtones dans la poche copulatrice comme exceptionnelle dans mon matériel vierge.

Par contre, j'ai trouvé dans cet organe, chez deux Bulins adultes, l'un de type A, l'autre de type B, non fécondés et qui s'étaient déjà reproduits, des œufs plus ou moins altérés.

Dans le premier cas, la poche copulatrice contient six vitellus non segmentés, parfaitement reconnaissables, de forme sphérique ou ovoïde et dépourvus de coque et d'albumine identifiable parmi les débris environnants. Le cytoplasme est fortement vacuolisé à la périphérie et dense au centre, comme on le voit dans les deux exemples que j'ai représentés. Un seul de ces œufs (fig. 43) présente des figures achromatiques. Les irradiations convergent vers deux centres principaux sans constituer de fuseau régulier. Dans le cytoplasme se trouvent encore deux autres centres moins importants (non représentés) et des sphérules de différents diamètres colorés à l'hématoxyline. A l'un des pôles du pseudo-fuseau

des granulations colorées et quelques sphérules occupent la place des chromosomes. Dans les autres œufs on ne distingue aucune figure achromatique, mais dans la zone centrale homogène on trouve un ensemble de petits éléments très colorés qui correspondent sans doute aux chromosomes (fig. 41). Certains semblent même avoir conservé la forme hétérotypique.

La poche copulatrice de l'autre Bulin ne contient qu'un seul œuf, également sans enveloppe. Il est surmonté à l'un des pôles de plusieurs globules, dont certains contiennent un noyau au repos et sa



Œufs abortifs contenus dans la poche copulatrice de Bulins vierges : fig. 41. division de maturation (?) sans figure achromatique ; — fig. 42. Premier globule polaire isolé ; — fig. 43, Autre cinèse abortive. [× 500].

masse cytoplasmique, non segmentée, présente en plusieurs points des groupements de chromosomes (?) sans figure achromatique. Au sein du coagulum de la poche se trouve en outre le premier globule polaire, isolé (fig. 42), bien reconnaissable à ses dimensions et à la disposition circulaire des chromosomes.

Dans ces deux exemples, je n'ai pu reconnaître aucun spermatozoïde parmi les éléments contenus dans la poche, les œufs eux-mêmes ne paraissent pas fécondés et témoignent évidemment d'une évolution abortive. Les premiers présentent une maturation anormale et le dernier, auquel appartenait sans doute le globule détaché, a subi une fragmentation nucléaire non suivie de segmentation.

Baudelot (1863) ne signale pas d'exemple analogue à propos des Pulmonés qu'il a étudiés, mais il a rencontré fréquemment des

ovules chez *Doris tuberculata* et il explique « ce phénomène bizarre du passage des ovules dans la poche copulatrice » par l'existence chez cette espèce, d'un canal spécial reliant la branche femelle à la poche copulatrice. Ces ovules dépourvus d'enveloppe sont d'ailleurs voués à la dégénérescence. Dans ses recherches sur l'autofécondation chez *Limnæa columella* Colton (1912) déclare n'avoir jamais trouvé de sperme dans la poche copulatrice mais souvent des œufs. Crabb (1927) en a trouvé également chez une Limnée fixée au moment de l'accouplement ; il pense que ces œufs, dépourvus des enveloppes qui se forment pendant leur descente dans l'oviducte, ont dû être introduits dans la poche copulatrice au moment de l'accouplement, après avoir suivi la voie mâle. Cette origine me paraît peu probable à cause du diamètre exigu du canal déférent elle ne peut expliquer les cas observés chez *Bulinus* où il s'agissait d'animaux isolés et dont l'un, aphallique, était bien incapable d'autocopulation.

La présence de Bactéries dans la poche copulatrice a déjà été signalée par Baudelot (1863) chez divers Pulmonés. Je n'ai pas rencontré de Protiste dans mon matériel. Des Flagellés (*Tripanoplasma*) sont fréquents chez *Helix* et j'ai déjà indiqué que leur présence avait conduit Gratiolet à sa théorie de la métamorphose des spermatozoïdes dans la poche copulatrice, Fantham (1925) en a trouvé chez des Bulinidés (1).

D'une façon générale les auteurs n'ont pas cherché à comparer systématiquement les animaux vierges et fécondés. Cependant Emura et Ikeda (1934) ont remarqué la rareté ou l'absence totale de spermatozoïde dans la poche copulatrice des individus isolés de *Bradybæna similaris*, espèce dont la faculté d'autofécondation est très réduite. Chez certaines espèces de Limacidés, susceptibles d'autofécondation, Künkel (1911, 1916) et Ikeda (1929, 1937) trouvent, au contraire, en abondance des spermatozoïdes dans la poche copulatrice des individus vierges. Ils considèrent que le passage préalable du sperme dans cet organe est indispensable pour qu'il devienne apte à la fécondation. Je reviendrai plus loin sur cette intéressante conception qui ne s'applique certainement

(1) Récemment Dasen (1933) a trouvé chez *Ariophanta ligulata*, dans le tractus femelle, des « corps énigmatiques », qu'il appelle « excretory corpuscule » et qui ne sont autres que des Trichodines parfaitement reconnaissables d'après sa description et ses figures.

pas au cas de *Bulinus contortus* où j'ai constaté l'absence des spermatozoïdes dans le réceptacle séminal des animaux non fécondés, en pleine activité reproductrice.

B. — ***Contenu de la poche copulatrice chez les animaux fécondés.***

La plupart des données concernant la poche copulatrice repose sur l'examen des individus récoltés en accouplement ou pendant la période de reproduction et la présence de sperme dans l'organe qui nous occupe lui a valu son nom et l'interprétation du rôle de spermathèque qui lui est généralement attribué. Un examen superficiel des faits pourrait conduire à la même conclusion dans le cas de *Bulinus contortus*.

J'ai sacrifié douze individus fécondés, à différents intervalles après avoir observé l'accouplement effectif entre des sujets adultes qui, jusque là, s'étaient reproduits par autofécondation, pour examiner le tractus génital sur coupes et suivre le sort des spermatozoïdes étrangers.

Chez les animaux fixés un jour et demi ou deux jours après l'accouplement, j'ai vainement cherché des spermatozoïdes au niveau de l'utérus ou de l'oviducte, mais par contre, on en trouve en grande quantité dans la poche copulatrice, mêlés aux débris dont j'ai signalé la présence à propos des animaux vierges. Les têtes sont quelque peu gonflées et leur enveloppe corticale est plus colorée que le centre. Chacune est suivie de son flagelle. Dans certaines régions les spermatozoïdes sont isolés, mais en général, ces éléments sont groupés ou agglomérés en faisceaux entremêlés de granulations éosinophiles.

Sur les pièces fixées entre deux et quatre jours après l'accouplement, il est encore facile de reconnaître les spermatozoïdes mais ceux-ci accusent une dégénérescence très nette. Le coagulum qui emplit la cavité de la poche copulatrice comprend des magmas éosinophiles à structure vaguement filaire et, parmi les débris basophiles, on trouve, à côté de noyaux pycnotiques, d'innombrables têtes de spermatozoïdes, pour la plupart séparées de leur flagelle. Elles sont assez peu colorées et la face postérieure tronquée, paraît présenter deux épaississements latéraux ; cet aspect est dû à la présence de l'invagination axiale postérieure, rendue visible

par le gonflement de la tête. Suivant les individus et aussi suivant les régions dans la même vésicule, cette dégénérescence est plus ou moins accentuée. Elle est en général plus avancée dans le fond de la poche et dans les amas infiltrés par les colonies bactériennes, que près de l'abouchement du canal, où l'on trouve parfois des spermatozoïdes dont la tête n'est pas encore séparée du flagelle bien que celui-ci soit nettement altéré. L'épithélium qui tapisse la cavité de la poche est, par places, en pleine activité sécrétrice, les cellules, élevées, ont leur extrémité apicale chargée de granulations, ou s'ouvrent en calice en laissant échapper leur contenu.

Les différents aspects du contenu de la poche copulatrice sont représentés dans les microphotographies 46 et 47 (Pl. V), intéressant cet organe chez un Bulin fixé deux jours et demi après l'accouplement. La photographie d'une coupe du canal hermaphrodite du même animal, (fig. 48, Pl. V), permet de comparer l'état des spermatozoïdes dans les deux organes dans des conditions techniques de fixation et de coloration identiques. Le canal hermaphrodite ne contient que du sperme pur. Les têtes, coniques et légèrement spiralées et la base des flagelles, assez fortement colorée par l'hématoxyline, sont en opposition très nette avec l'état de dégénérescence des spermatozoïdes dans la poche copulatrice.

Chez les animaux que j'ai sacrifiés plus de six jours après l'accouplement, je n'ai pu distinguer de spermatozoïdes dans l'abondant coagulum que contient la poche copulatrice, où alternent des masses filaires indistinctes et des éléments basophiles agglomérés et informes. Le contenu ne diffère pas sensiblement de celui qu'on rencontre chez les individus vierges. Je n'ai pas constaté la présence insolite d'œufs égarés, dans cette série de Bulins fécondés.

Il est donc évident que les spermatozoïdes étrangers, apportés par l'accouplement, parviennent en masse dans la poche copulatrice, mais pour y subir une rapide dégénérescence et cet organe ne peut être considéré comme une spermathèque chez *Bulinus contortus*. L'examen critique des observations relatives au contenu de la poche copulatrice montre que l'altération du sperme y est peut-être générale chez les Pulmonés.

II. — Altération des spermatozoïdes dans la poche copulatrice des Pulmonés.

Parmi les observations méticuleuses de Baudelot (1863), certaines descriptions permettent de douter du rôle de réservoir séminal qu'il attribue à la poche copulatrice. Ainsi cet auteur signalait la disparition rapide du sperme dans la vésicule chez *Helix pomatia*. Chez *Arion*, il avait rencontré, quelques heures après l'accouplement, un mélange de débris de spermatophore, de spermatozoïdes frais intacts, de spermatozoïdes en voie de dissolution et d'une quantité de têtes séparées de leur filament caudal. Chez *Limnæa stagnalis* il trouvait le plus souvent des spermatozoïdes en dégénérescence, à la saison de reproduction, aussi pensait-il que « la plus grande partie du sperme déposé dans la poche copulatrice paraissait se détruire sans concourir à la fécondation ».

En ce qui concerne les Basommatophores, de Lacaze-Duthiers (1899) chez *Ancylus fluviatilis* et Slugocka (1913) chez diverses espèces de *Physa*, ne trouvent que des têtes agglutinées ou en voie de désintégration et, d'après Crabb (1927), les spermatozoïdes libres, déposés dans la poche copulatrice lors de l'accouplement, chez *Limnæa stagnalis appressa*, en sont rejetés ou s'y détruisent en quelques heures. Cet auteur accorde peu d'intérêt à ce fait car il conclut par ailleurs, que, chez ce Pulmoné, les ovules étant normalement fécondés par le sperme autochtone avant d'avoir quitté la glande hermaphrodite, il importe peu que les spermatozoïdes étrangers soient conservés, la fécondation croisée n'ayant aucune chance de se produire.

Chez les Hélicidés, au contraire, qui restent très généralement stériles à l'état vierge et chez lesquels une fécondation peut être efficace pendant plusieurs saisons de ponte, le problème de la conservation du sperme actif est particulièrement intéressant. Il est bien établi que, chez ces formes qui secrètent un spermatophore, le rôle essentiel de la poche copulatrice (ou d'un diverticule spécial de son canal) est justement d'en assurer la dissolution qui libère les spermatozoïdes. Meisenheimer (1907) et Hofmann (1923) considèrent les spermatozoïdes libres qu'ils ont retrouvés dans la poche copulatrice des animaux fécondés, avec les débris des spermatophores, comme les éléments actifs. Cependant J. Pérez (1868),

confirmant, pour diverses espèces les observations de Baudelot que j'ai relevées, avait constaté l'altération des spermatozoïdes dans la poche copulatrice, altération qui se traduit par la perte du flagelle et par la désintégration plus ou moins rapide des têtes. Dorello (1925-1926) a étudié en détail les phases de la dégénérescence qui frappe inévitablement, selon lui, tous les spermatozoïdes parvenus au fond de la poche. C'est aussi l'opinion de Lams (1910) qui, à propos d'*Arion empiricorum*, ne voit que fragmentation du sperme et dégénérescence dans la poche copulatrice des individus fécondés.

Par contre, des recherches récentes sur plusieurs espèces d'Arionidés et de Limacidés ont conduit à une interprétation différente du rôle de la poche copulatrice rappelant l'ancienne théorie de Gratiolet. En effet Künkel (1911, 1916) n'a pas manqué de constater, chez *Arion empiricorum* et chez d'autres espèces voisines, la présence de spermatozoïdes réduits à leur tête. Cette transformation, qui se produit peu après la destruction du spermatophore (dont Lams ne fait point mention), correspond d'après lui, à l'achèvement de la maturation et à l'acquisition de la propriété fécondante. Chez *Phylomycus bilineatus*, Ikeda (1929) a suivi de près cette métamorphose. Un étranglement se produit à la base de la tête du spermatozoïde quelques heures après sa sortie du spermatophore, puis la tête se sépare de la pièce intermédiaire à laquelle elle n'est plus reliée que par un fragile connectif. Des stades analogues ont été représentés par Retzius (1906) et la figure 43 de Künkel (1916) concorde bien avec la description d'Ikeda pour ce stade intermédiaire. La rupture se produit ensuite et libère : d'une part, le flagelle qui dégénère et, d'autre part, la tête turgescente accompagnée du centriole proximal. C'est dans cet état que les spermatozoïdes se rencontrent dans la poche copulatrice, après les accouplements d'automne et pendant toute l'hibernation chez *Philomycus*, dont la ponte a lieu au printemps suivant. Ikeda interprète cette transformation des spermatozoïdes comme une « maturation » tardive et nécessaire. Le sperme des Arionidés devrait ainsi séjourner dans la poche copulatrice pour devenir apte à féconder les ovocytes. Cette hypothèse, que Künkel (1916) et Richter (1935) adoptent également dans le cas des Limacidés, expliquerait fort bien l'indifférence réciproque des gamètes autochtones au niveau de la glande et du canal hermaphrodite. Reste à démontrer

que les ovocytes sont bien fécondés par des spermatozoïdes métamorphosés. C'est dans l'étude cytologique de la fécondation qu'il faut chercher des indications sur la morphologie du spermatozoïde actif.

Ikeda (1929, 1937), dans le cas de *Philomycus*, a en effet trouvé, dans les œufs fécondés, un élément mâle réduit à une tête accompagnée du centriole logé dans une dépression, mais ni Künkel ni Richter ne paraissent avoir suivi les phénomènes cytologiques de la fécondation chez les Arionidés et les Limacidés. Aucun de ces auteurs ne fait mention des belles recherches de Lams (1910), qui a montré que la fécondation, chez *Arion empiricorum* des environs de Gand, est précisément accomplie par un spermatozoïde flagellé qui pénètre en entier dans l'ovocyte. Les éléments observés par Ikeda dans les œufs fécondés, correspondent-ils vraiment aux spermatozoïdes métamorphosés dans la poche copulatrice ?

Dans le chapitre de mon travail consacré à la cytologie de la fécondation, j'ai montré que les œufs de Bulins et de Limnées étaient activés par un spermatozoïde normal, flagellé, que rien ne me permettait de distinguer, au point de vue morphologique, des spermatozoïdes mûrs accumulés dans le canal hermaphrodite. Pour ces espèces susceptibles d'autofécondation, seule une démonstration génétique, comme celle que j'ai donnée pour *Bulinus contortus*, permet d'affirmer que la conformité des aspects observés chez les individus vierges et chez les individus croisés n'est pas due à l'existence exclusive, comme le pensait Crabb, de processus d'autofécondation dans tous les œufs, mais que certains d'entre eux au moins, devaient être inséminés par du sperme étranger. Il semble bien établi que chez les Basommatophores, c'est à l'état flagellé typique que les spermatozoïdes étrangers parviennent à rejoindre les ovocytes.

Je rappellerai en effet que Kostanecki et Wierzejski (1896), Linville (1900) et Crabb (1927, 1928), qui ont étudié la fécondation chez diverses espèces aquatiques, ont pu faire remonter l'origine du pronucleus mâle jusqu'au spermatozoïde trouvé dans le cytoplasme ovulaire accompagné de son flagelle. Chez les Limacidés, contrairement aux vues de Künkel, Platner (1886) (1) et Linville

(1) Bien que Platner attribue ses observations à *Arion empiricorum*, il s'agit certainement d'une espèce de *Limax* d'après la description qu'il donne de l'accouplement.

(1900) ont également trouvé le spermatozoïde avec son flagelle, ainsi que Garnault (1888-89) et Lams (1910) chez *Arion* et Garnault chez *Helix aspersa*. Le même phénomène est signalé chez d'autres Hélicidés par Perrot (1937) dans ses notes préliminaires, mais il n'est pas constant : dans certains ovocytes la tête spermatique est accompagnée de la queue, dans d'autres non. Il s'agit sans doute d'une rupture précoce comme celle qui se produit chez *Agriolimax agrestis* où la tête seule pénètre d'après Byrnes (1899). Il ne serait pas impossible que la même rupture rendit compte dans le cas de *Philomycus* de l'existence dans l'œuf fécondé, lequel est entouré de spermatozoïdes caudés comme le constate Ikeda (1937), d'une énergide mâle réduite à la tête et au centriole. Tout au moins est-ce une supposition que l'on peut formuler, elle s'accorde avec les faits connus chez de nombreuses espèces et permet de comprendre la migration des éléments fécondants à la recontre des ovocytes.

Quant au sperme rassemblé dans la poche copulatrice, les transformations qu'il subit l'éloignent de l'état sous lequel il se présente dans la plupart des espèces, au moment de l'insémination, comme nous venons de le voir. Il ne peut être question, à mon avis, de voir dans ces transformations une maturation spéciale susceptible d'éclairer le problème de la fécondation croisée. D'après les observations que je viens de relever chez les autres espèces, on peut conclure que, d'une façon générale, le flagelle dégénère le premier et que les têtes, isolées ou agglomérées, persistent plus ou moins longtemps. La conservation de spermatozoïdes intacts, observée quelquefois (Baudelot) chez des animaux récoltés en hiver, ou la persistance des têtes, comme chez *Philomycus*, ne peut-elle être due à des accouplements tardifs ou au ralentissement de l'activité secrétrice de l'épithélium tapissant la poche, celui-ci étant soumis, sans doute, au cycle saisonnier que Filhol (1934, 1935) a étudié pour d'autres tissus glandulaires du tractus génital? La désintégration serait d'autant plus rapide que l'activité génitale est plus intense. Chez *Bulinus contortus*, elle se produit en quelques jours, tandis que l'influence de la fécondation croisée se fait sentir pendant plusieurs semaines.

Le lieu de conservation du sperme étranger chez *Bulinus contortus*, n'est certainement pas la poche copulatrice, comme un examen superficiel pourrait en donner l'idée, bien que cet organe, qui n'en contient pas chez les animaux isolés, en soit pourvu après accou-

plement. *Bulinus* ne se distingue des autres Pulmonés que par la rapidité de la destruction des spermatozoïdes. De l'examen critique des données relatives aux autres espèces étudiées, je retire cette conviction que le rôle de réceptacle séminal, dans l'ensemble du groupe, n'est pas dévolu à la poche copulatrice, hors de laquelle il fallait d'ailleurs admettre une migration opportune des spermatozoïdes à la rencontre des ovocytes.

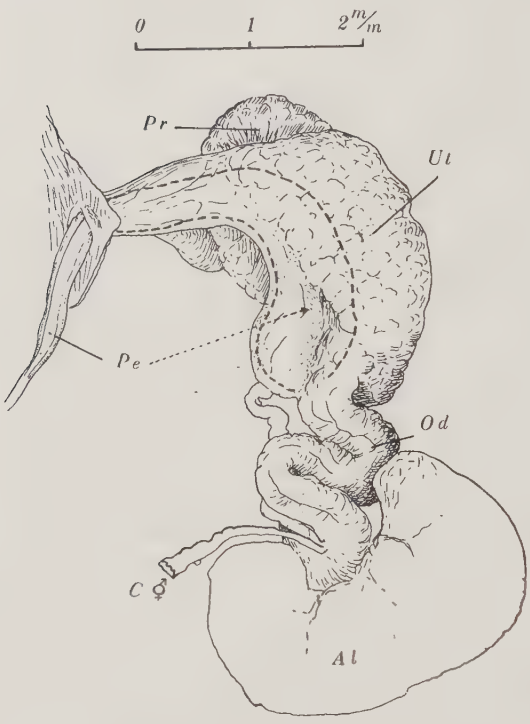


Fig. 44. — Bulin fécondé sacrifié pendant l'accouplement, le trajet du pénis est indiqué en pointillé (cf. Pl. V, fig. 45).

Al. glande de l'albumine, $C\frac{\sigma}{+}$. canal hermaphrodite, *Od.* oviducte, *Pe.* pénis de l'individu qui jouait le rôle de mâle, *Pr.* prostate, *Ut.* utérus. [× 15].

J'ai vainement cherché dans mon matériel un autre lieu d'accumulation des spermatozoïdes dans la branche femelle du tractus génital. J'ai toujours trouvé chez les individus sacrifiés plus d'un jour après accouplement, la cavité de l'utérus parfaitement libre ainsi que les diverticules glandulaires de sa paroi dorsale. Il en est de même pour la lumière de l'oviducte, jusque dans ses derniers replis, et pour le carrefour des voies génitales où viennent déboucher le canal hermaphrodite et le canal de la glande de l'albumine. Si je n'avais pu démontrer la réalité de la fécondation croisée chez *Bulinus*, je l'aurais considérée comme irréalisable chez cette espèce douée d'une faculté d'autofécondation particulièrement remarquable et nécessaire pour assurer la survie des races aphalliques.

Ces recherches infructueuses donnent à penser que les spermatozoïdes étrangers se trouvent peut-être dans l'organe qui offre pour la conservation normale et durable du sperme des conditions évidemment favorables, c'est-à-dire dans le canal hermaphrodite lui-même. Comme il est déjà peuplé par les spermatozoïdes autochtones, qu'il est impossible de distinguer morphologiquement des spermatozoïdes étrangers, la vérification directe de cette hypothèse me paraît difficile à donner, mais, comme nous allons le voir, elle est suggérée par l'étude de la migration des spermatozoïdes aussitôt après leur dépôt.

III. — Migration des Spermatozoïdes étrangers chez *Bulinus contortus*.

Dans le chapitre de mon travail consacré à l'étude morphologique de l'appareil génital, j'ai déjà indiqué les particularités de l'appareil copulateur et les modalités de l'accouplement chez *Bulinus contortus* (voir page 83). La longue durée et la complexité de cet acte, pendant lequel les animaux ne peuvent se séparer brusquement, à cause de la turgescence du tube pénial engagé dans la voie femelle du conjoint, permettent de fixer un couple après narcose et de trouver avec certitude les spermatozoïdes au lieu même de leur dépôt.

A. — *Lieu de dépôt des spermatozoïdes.*

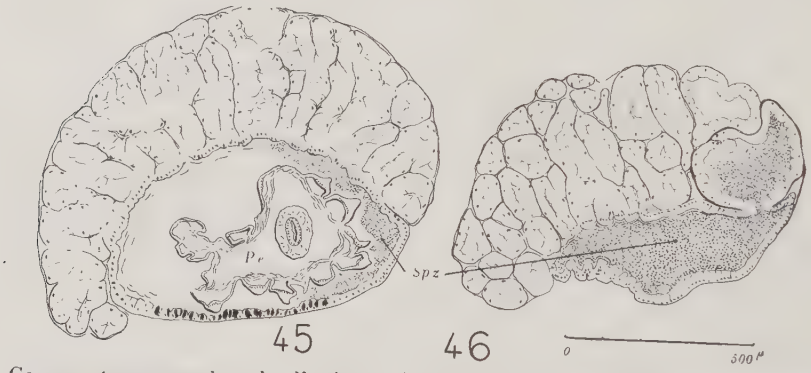
J'ai ainsi sacrifié 6 couples dont 4 ont été disséqués et 2 débités en coupes sériées.

La dissection du sujet femelle permet de trouver aisément l'appareil copulateur en place. Dès l'ouverture de la cavité générale, on constate que la face ventrale, à parois minces, de l'utérus est distendue et que le tube pénial occupe toute la cavité utérine, comme on le voit sur la figure 44 où j'ai souligné d'un pointillé le tracé de l'organe mâle. L'extrémité en massue où débouche le conduit efférent est ainsi dirigée directement vers la base de l'oviducte où l'on trouve une masse blanchâtre de sperme coagulé. Dans les six couples sacrifiés, j'ai constaté que le pénis était engagé de la même

façon dans la cavité utérine, qui se trouve en effet dans l'axe du vagin tandis que le canal de la poche copulatrice est un diverticule latéral. Cette annexe, comme on le voit d'après la figure, n'a pas une taille suffisante pour contenir l'organe mâle.

Les coupes transversales des animaux sacrifiés pendant l'accouplement sont encore plus démonstratives. J'en ai représenté deux dans les figures suivantes.

La première (fig. 45) correspond au niveau moyen de l'utérus, dans la cavité duquel on reconnaît le tube pénial éversé avec ses



Coupes transversales de l'utérus d'un individu fécondé sacrifié pendant l'accouplement : Fig. 45, Cavité utérine contenant le tube pénial (*Pe*). — Fig. 46, Cavité utérine et naissance de l'oviducte remplies de spermatozoïdes (*Spz*) [× 50].

papilles épithéliales saillantes dont la base est occupée par une lacune. La contraction artificielle due à la fixation est responsable du décollement d'une partie de la paroi externe du manchon pénial qui était étroitement appliquée contre les glandes utérines. Au centre se trouve la portion non éversée du tube, dont la lumière prolonge celle du canal déférent. Une partie du sperme a reflué entre l'utérus et le pénis où elle forme un coagulum que j'ai figuré en pointillé.

La deuxième coupe (fig. 46) provient d'un niveau supérieur à l'extrémité du pénis. Elle est voisine de l'ouverture de l'oviducte dans l'utérus. La cavité utérine est complètement envahie par le sperme que l'on trouve également dans la section de l'oviducte intéressée par la même coupe.

Ces observations montrent que chez *Bulinus contortus* le sperme n'est pas déposé par l'accouplement dans la poche copulatrice, mais à la base même de l'oviducte, donc à un niveau très supérieur à l'abouchement du canal de la poche copulatrice. Cet organe, chez les individus sacrifiés dans ces expériences et qui n'avaient pas été fécondés auparavant, ne contenait que le coagulum et les débris informes habituels chez les animaux vierges.

Dans l'un des couples étudiés sur coupes, le canal déférent du mâle était bourré de sperme pur et présentait alternativement des zones dilatées et contractées correspondant sans doute à des ondes péristaltiques. Le tube pénial en contenait également jusqu'à son débouché au fond de la cavité utérine où se trouvait un petit amas de spermatozoïdes. Ceux-ci, denses auprès de l'ouverture du pénis, étaient plus dispersés vers la périphérie de cet amas peu important et ne pénétraient pas encore dans l'oviducte.

Dans l'autre couple au contraire, la voie déférente du mâle était vide et l'épithélium au fond de la plupart des acini prostatiques n'était plus composé que de cellules réduites à leur partie basale, vidées de leur contenu. On peut en conclure que le transfert du sperme était terminé, ce qui explique la quantité considérable rencontrée dans la voie femelle et sa progression avancée comme nous allons le voir.

Dans le fond de la cavité utérine, le coagulum spermatique est un caillot intensément éosinophile, dans lequel on distingue des spermatozoïdes nombreux mais dispersés. A la base de l'oviducte et dans l'oviducte, si l'on suit les circonvolutions sur la série des coupes, on constate que les spermatozoïdes sont plus denses et le coagulum de moins en moins abondant. Certaines circonvolutions contiennent des faisceaux de spermatozoïdes disposés dans le sens du conduit et dont les têtes sont différemment orientées. Autant qu'on en puisse juger d'après l'aspect figé d'une préparation histologique, les spermatozoïdes, déposés au fond de l'utérus et mélangés sans doute à la sécrétion prostatique qui forme la substance du coagulum, s'échappent par leurs mouvements actifs, et remontent aussitôt en masse dans l'oviducte.

B. — ***Migration des spermatozoïdes au niveau du carrefour.***

Comme je l'ai indiqué dans le chapitre consacré à l'anatomie, l'oviducte est un conduit dont la cavité est subdivisée par des replis longitudinaux tapissés de cellules glandulaires. Il dessine à son origine, au niveau du carrefour des voies génitales (cf. fig. 6) une crosse ou une spirale d'un tour sur lui-même et communique largement avec une sorte d'ampoule où aboutit le canal de la glande de l'albumine. Le canal hermaphrodite, tout de suite après le branchement du spermiducte, s'abouche avec l'oviducte suivant l'axe, la columelle, de son extrémité spiralée. La communication s'établit au moyen d'une fente longitudinale, bordée d'un épithélium très fortement cilié, de telle façon que le canal hermaphrodite débouche en même temps dans le renflement terminal du canal de la glande de l'albumine et dans la spirale de l'oviducte. Cette disposition explique les rapports des différentes cavités intéressées par la coupe que j'ai photographiée pour montrer le passage des spermatozoïdes dans cette région (fig. 49 et 50, Pl. V).

En effet, dans l'un des Bulins sacrifiés pendant l'accouplement et chez un individu fécondé, fixé une heure et demie après séparation naturelle du couple, j'ai trouvé des spermatozoïdes au niveau du carrefour.

Dans le premier cas, dont j'ai déjà parlé, les faisceaux de spermatozoïdes se rencontraient dans tout l'oviducte jusque dans ses dernières circonvolutions. L'examen attentif des différents conduits pelotonnés dans la région du carrefour m'a permis de constater chez cet animal :

— dans la portion terminale de l'oviducte et dans l'ampoule où se déverse le canal de la glande de l'albumine, dont les cavités communiquent largement entre elles, une masse de spermatozoïdes.

— dans le passage cilié qui termine le canal hermaphrodite, un faisceau continu de spermatozoïdes, dont les flagelles sont enchevêtrés dans la masse de ceux qui occupent la cavité de l'oviducte.

— à la base du canal hermaphrodite, qui est d'un diamètre étroit et généralement dépourvu de spermatozoïdes (ceux-ci étant stockés dans la portion renflée supérieure), la continuation du faisceau trouvé dans le passage.

— à la naissance du spermiducte, des spermatozoïdes engagés

dans la voie mâle, où l'on en trouve dans les premières circonvolutions du spermiducte.

— dans le canal de la glande de l'albumine, quelques spermatozoïdes isolés dont certains pénètrent même dans les diverticules de la glande.

Chez le Bulin fécondé, sacrifié une heure et demie après accouplement, j'ai trouvé en examinant le tractus génital, des restes de desquamations épithéliales ou du mucus à différents niveaux de l'utérus et, à l'extrémité supérieure de la cavité de cet organe, un caillot éosinophile contenant des spermatozoïdes enchevêtrés. La cavité de l'oviducte était libre à peu près sur tout son parcours où je n'ai remarqué qu'un petit coagulum contenant quelques éléments spermatiques, localisé vers le tiers inférieur. A l'extrémité supérieure de l'oviducte, au contraire, les spermatozoïdes étaient nombreux. J'en ai rencontré également dans le passage cilié à la base du canal hermaphrodite et à la naissance du spermiducte. Mais je n'en ai point trouvé dans la glande de l'albumine, ni dans son canal.

Chez aucun des autres Bulins fécondés, fixés à partir du deuxième jour après l'accouplement, je n'ai pu trouver, comme je l'ai dit, de spermatozoïdes accumulés dans la branche femelle. La zone du carrefour, comme chez les individus vierges, était dépourvue de tout élément mâle. La partie inférieure du canal hermaphrodite et le spermiducte étaient également libres, tandis que la partie moyenne dilatée du canal hermaphrodite contenait, comme à l'habitude, une masse très dense de spermatozoïdes.

Il me paraît donc possible d'interpréter les préparations que je viens de décrire comme montrant les étapes de la migration des spermatozoïdes et non un reflux accidentel hors du canal hermaphrodite. Il existerait deux modes de migration pour les gamètes mâles déposés à l'extrémité distale de l'oviducte lors de l'accouplement :

1° une *migration active* grâce à laquelle ils s'acheminent rapidement vers la région du carrefour et pénètrent en faisceau dans le passage qui réunit le canal hermaphrodite et l'oviducte (leurs mouvements propres sont peut-être aidés aussi par la ciliature puissante qui tapisse le passage).

2° une *migration passive* des éléments qui n'ont pas franchi ce seuil et qui, demeurés dans l'oviducte ou dans l'utérus, sont entraînés finalement, avec les déchets de l'activité de la branche femelle du tractus génital, dans la poche copulatrice où ils dégénèrent.

IV. — Rencontre des éléments sexuels chez les Pulmonés.

Au point de vue de la fécondation croisée chez les Pulmonés, le problème de la rencontre des gamètes se présente au premier abord sous des aspects différents, suivant les modalités de l'accouplement et le lieu de dépôt des spermatozoïdes.

Chez les formes qui sécrètent un spermatophore, il est facile de retrouver cet appareil dans les voies génitales d'un animal fécondé. Il est bien établi que, chez les Hélicidés, au cours de l'accouplement réciproque, le spermatophore est introduit dans le canal de la poche copulatrice ou dans son diverticule où il libère, par sa dissolution plus ou moins rapide, les spermatozoïdes étrangers (J. Pérez, 1868; Meisenheimer, 1907; Hofmann, 1923; Dorello, 1925-26). A propos des Arionidés, j'ai déjà relevé un étrange désaccord entre les observations de Lams (1910), qui décrit le transfert du sperme liquide chez *Arion empiricorum*, et les autres auteurs, en particulier Künkel (1916), qui signalent le dépôt d'un spermatophore dans la poche copulatrice (1). *Phylomicus* sécrète un spermatophore qui se fixe à la « ligule » de l'appareil copulateur éversé pendant l'accouplement réciproque. Il est entraîné dans l'atrium par la rétraction des organes (Ikeda, 1937). C'est dans l'atrium que parvient également, par un mode de transfert indirect, la masse spermatique que certains Limacidés échangent au cours de la prodigieuse extension de leur pénis (Fischer, 1917; Peyer et Kühn, 1928; Gerhardt, 1936-1937, etc...).

Chez les Basommatophores, le sperme est déposé dans l'appareil génital du conjoint par *immissio penis*, mais l'absence de spermatophore rend plus difficile la recherche des spermatozoïdes apportés. Prévost (1833) a constaté que le pénis s'engageait, chez *Limnæa*, tantôt dans le canal de la poche copulatrice, tantôt dans le conduit femelle. Crabb (1927) admet que le sperme est déposé dans la poche copulatrice chez *Limnæa stagnalis*. Au cours de mes observations personnelles, je l'ai souvent trouvé dans le vagin ou dans l'utérus, mais je n'ai pu sacrifier des couples de Limnées sans qu'il y ait

(1) J'ai constaté récemment l'échange de spermatophore chez cette espèce pendant l'accouplement.

séparation, ce qui est possible au contraire chez *Bulinus* par suite de la complexité de l'accouplement.

Quel que soit le lieu de dépôt des spermatozoïdes, la présence de ces éléments dans la poche copulatrice a été généralement constatée chez les animaux fécondés. Mais j'ai montré dans les paragraphes précédents que de nombreuses observations tendaient à indiquer que la destruction plus ou moins rapide du sperme dans la poche copulatrice était un processus général chez les Pulmonés. Même les auteurs qui accordaient à cet organe le rôle de spermathèque devaient admettre d'ailleurs la nécessité d'une migration des spermatozoïdes hors de la poche. La fécondation des ovocytes doit avoir lieu en effet dans les parties supérieures du tractus génital, avant qu'ils ne soient entourés de leurs enveloppes. Mais les étapes de cette migration ne paraissent pas avoir été observées ; il est vraisemblable qu'elle ne se produit pas, le sperme parvenu dans la poche copulatrice étant frappé de dégénérescence.

En revanche, J. Pérez (1868) avait remarqué, en sacrifiant des *Helix* fécondés, qu'une partie des gamètes libérés par la rupture du spermatophore dans le canal de la poche copulatrice, se dirigeait par des mouvements actifs vers la gouttière femelle du spermoviducte. C'est là que cet auteur trouvait, sur le vivant, pendant les premiers jours suivant l'accouplement, des spermatozoïdes mobiles, tandis qu'il voyait ceux qui étaient parvenus dans la poche se désintégrer avec les débris du spermatophore. Ce n'est que beaucoup plus tard que Dorello (1925-26), étudiant la dissolution du spermatophore chez *Helix vermiculata*, signala de nouveau la migration rapide vers l'oviducte des premiers spermatozoïdes libérés, les seuls qui puissent intervenir dans la fécondation. Lams (1910) attribue également aux mouvements actifs de leur flagelle l'ascension des spermatozoïdes dans le tractus génital d'*Arion empiricorum* jusqu'à la glande hermaphrodite où se produit la fécondation intrafollicullaire.

Ces remarques et mes observations sur *Bulinus contortus* donnent à penser que, chez les Pulmonés, une partie des spermatozoïdes étrangers s'engage dans la poche copulatrice ou y est entraînée passivement. Ikeda (1937, p. 94) a pu constater, en effet, *in vivo*, que les mouvements ciliaires ou péristaltiques étaient susceptibles d'amener dans la poche des particules inertes ou des colorants déposés dans l'atrium. C'est vraisemblablement par suite de migra-

tion passive que les desquamations épithéliales, les ovocytes abortifs ou les corps étrangers y parviennent ; l'importance physiologique de cet organe paraît tenir surtout, comme le suggérait Simroth (1912), à sa fonction de résorption. Elle s'exerce aussi au détriment des spermatozoïdes. Il est difficile de concevoir, pour admettre la théorie de Künkel et d'Ikeda, que les spermatozoïdes « métamorphosés » réduits à leur tête puissent, au moment opportun, regagner la poche de fécondation au sommet de l'oviducte pour y remplir leur rôle. L'argument en faveur de cette migration, que Ikeda tire de la présence simultanée dans le spermoviducte de spermatozoïdes caudés et métamorphosés, me paraît peu convainquant. Je croirais plutôt que ce fait montre que la dégénérescence peut aussi se produire dans le conduit génital, au cours de la descente passive des éléments spermatiques étrangers ou autochtones vers la poche copulatrice. Ceci expliquerait la présence de spermatozoïdes « métamorphosés », même chez les individus isolés.

Une autre partie des spermatozoïdes étrangers remonte dans le tractus génital dès les premières heures qui suivent l'accouplement, ou dès l'ouverture du spermatophore, sans avoir pénétré dans la poche copulatrice. La rapidité de cette migration active expliquerait pourquoi elle est passée si souvent inaperçue tandis que la présence générale de sperme inerte dans la poche a attiré l'attention sur cet organe. Künkel (1916) et Ikeda (1929) ont observé chez les Arionidés que les spermatozoïdes libérés dans l'atrium étaient doués d'une très grande motilité. Il est possible que les sécrétions des conduits femelles aient une influence dans l'activation des éléments mâles comme le pense Dorello (1927). Cet auteur voit, en outre, dans la migration que les spermatozoïdes doivent accomplir, un processus qui assure la « sélection » des plus actifs en vue de la fécondation.

La migration active des spermatozoïdes, quel que soit le lieu ou les modalités de dépôt du sperme au moment de l'accouplement, rend possible la rencontre des gamètes dans les parties supérieures du conduit génital, avant que les ovocytes ne soient entourés de la sécrétion albumineuse et de la coque de l'œuf.

Chez plusieurs Stylommatophores, le lieu de la fécondation est parfaitement connu. On sait en effet depuis les observations de J. Pérez (1868) que, chez les Hélicidés, la rencontre des gamètes se produit dans un diverticule spécial (talon) rattaché à l'extrémité

distale du canal hermaphrodite et inclus dans la glande de l'albumine. Meisenheimer (1907) a donné le nom de « Befruchtungstasche » à ce diverticule que les travaux anatomiques signalent chez la plupart des espèces terrestres (1) et dont le rôle a été vérifié récemment encore chez *Bradybæna* (Ikeda, 1930), *Philomycus* (Ikeda, 1937), *Helix pomatia* (Perrot, 1937). Au moment où ces animaux commencent à creuser leur nid, on trouve en abondance dans la poche de fécondation des spermatozoïdes et des ovocytes. Ces derniers, descendus de la glande hermaphrodite, sont à différents stades de la fécondation et de la maturation et présentent sur leur surface (chez certaines espèces seulement) des protubérances caractéristiques qui disparaissent ensuite.

Chez les Basommatophores, il ne paraît pas exister de différenciation spéciale du tractus génital comparable à la poche de fécondation. Chez ces formes où aucune modification du comportement ne permet de prévoir l'imminence de la ponte, personne n'a encore décrit, à ma connaissance, les phases initiales de la fécondation croisée ; le lieu de rencontre des spermatozoïdes étrangers et des ovocytes est indéterminé. Dans les nombreux exemplaires de Bulins que j'ai sacrifiés systématiquement en pleine activité de ponte, je n'ai pu trouver des ovocytes au cours de leur descente dans le tractus génital. La migration des spermatozoïdes étrangers et leur conservation dans le canal hermaphrodite (2), explique la possibilité de rencontre de ces spermatozoïdes et des ovocytes, dans des conditions où peut se produire la fécondation croisée dont les données génétiques démontrent l'efficacité.

(1) Lams (1910) n'en fait point mention à propos d'*Arion empiricorum* : d'après cet auteur, la pénétration du spermatozoïde fécondant se produit alors que les ovocytes sont encore dans la glande hermaphrodite.

(2) Il me paraît possible qu'un individu déjà fécondé, jouant ensuite le rôle de mâle, transmette à son conjoint du sperme mélangé.

CONCLUSIONS

RAPPORTS ENTRE LES DEUX MODES DE FÉCONDATION

Autostérilité et fécondation sélective.

Dans les chapitres précédents j'ai envisagé les problèmes de la fécondation chez les Gastéropodes Pulmonés successivement sous les deux aspects qu'ils présentent en raison de l'hermaphrodisme du groupe : celui de l'*autofécondation* et celui de la *fécondation croisée*. A la lumière des faits exposés, j'examinerai maintenant les rapports de ces deux modes de fécondation dans le cadre des phénomènes que Brieger a groupés sous le terme de *parastérilité*. Cet auteur distingue la parastérilité de la stérilité proprement dite, ou incapacité de reproduction par la voie sexuée.

Chez les formes gonochoriques, la parastérilité se manifeste dans les croisements interspécifiques où la réunion naturelle ou expérimentale des gamètes, d'origines différentes mais parfaitement aptes à fonctionner, n'aboutit pas à la fécondation. Chez les Animaux, il s'agit soit d'un manque d'attraction réciproque des gamètes, soit d'une dysharmonie dans l'évolution des pronuclei à l'intérieur du zygote, qui rend l'amphimixie impossible ou imparfaite.

Chez les formes hermaphrodites, la manifestation la plus frappante de la parastérilité est l'absence de l'autofécondation (Selbst-Parasterilität). On connaît en effet des familles de Phanérogames monoïques ou des espèces isolées où l'autopollinisation ne produit aucune fructification tandis que la pollinisation croisée est efficace ; seul le pollen provenant d'une autre plante de la même espèce est susceptible de germer normalement sur le stigmate. Cette inhibition sélective comporte divers degrés et son déterminisme a été l'objet de nombreuses recherches physiologiques et génétiques (voir Lehmann, 1928 ; Brieger, 1930).

L'autostérilité chez les Animaux peut être due à l'impossibilité de rencontre des gamètes autochtones ; soit que la disposition ana-

tomique du tractus génital s'oppose à cette rencontre, soit que l'espèce présente dans son cycle sexuel deux phases mâle et femelle distinctes. Lorsque les gamètes peuvent se réunir à maturité, il semble, comme le constatait Brieger (1930) dans son important ouvrage sur la parastérilité dans les deux Règnes, que l'autofécondation se produise dans la plupart des cas. Cet auteur ne relève, en effet, chez les Métazoaires hermaphrodites qui ont été beaucoup moins étudiés à ce point de vue que les Végétaux, qu'un seul exemple d'incompatibilité gamétique, celui de *Ciona intestinalis*, auquel Morgan a consacré une longue série de recherches.

Chez cette Ascidie, malgré des variations importantes suivant les individus et suivant les régions (Fuchs, Morgan) la fécondation croisée est la règle, bien que les gamètes soient mûrs en même temps. Dans une suspension de sperme provenant d'un individu, les ovocytes d'un autre individu, entourés de leur double enveloppe de cellules folliculaires et du testa, sont tous fécondés. Au contraire, dans une suspension même très dense de sperme autochtone, le pourcentage des fécondations reste très faible ou nul (Morgan, 1938). Les spermatozoïdes autochtones ne traversent pas les cellules du testa qui exercent une filtration presque parfaite; leur ablation permet l'autofécondation (Morgan, 1923).

Les recherches de Plough (1932, 1933) sur une autre Ascidie : *Styela partita*, ont révélé un nouveau cas d'autostérilité qui présente quelques modalités différentes. Les spermatozoïdes autochtones traversent parfaitement les cellules du testa, mais ils ne pénètrent pas dans les ovocytes récemment émis. Ils restent bloqués à l'intérieur des enveloppes, sans déclencher l'activation. La fécondation immédiate se produit au contraire en présence de sperme étranger. L'incompatibilité des gamètes de même origine disparaît d'ailleurs quelques heures après la ponte. Mais, comme pour *Ciona*, lorsque les ovocytes sont émis dans les conditions naturelles dans une suspension mixte de spermatozoïdes autochtones et étrangers, l'autostérilité assure une fécondation sélective au profit de la xénogamie.

Mes recherches sur *Bulinus contortus* m'ont amené à penser que la prédominance de la fécondation croisée sur l'autofécondation, chez une espèce où les deux modes de fécondation aboutissent à une amphimixie normale, constitue un phénomène de fécondation

sélective. Je rappellerai brièvement les observations qui soutiennent ce point de vue.

Le cycle sexuel de Bulinus contortus ne comporte pas une phase mâle et une phase femelle successives. Pendant toute la période d'activité, le syncytium germinatif donne naissance à des gonocytes : les uns sont l'origine de nouvelles lignées spermatiques, tandis que les autres subissent l'accroissement caractéristique des ovocytes. Les premiers éléments différenciés dans la gonade sont les spermatozoïdes. Ceux-ci commencent à s'accumuler dans la partie moyenne dilatée du canal hermaphrodite bien avant que la ponte ne commence ; mais il ne s'agit pas d'une véritable protandrie car la spermatogenèse continue chez l'adulte après le déclenchement de la ponte. Chez *Bulinus*, la ponte commence dès que les premiers ovocytes ont atteint le terme de leur accroissement. Les individus fécondés ne sont pas plus précoces que les individus vierges. Chez ces derniers, les ovocytes libérés de leur follicule doivent obligatoirement traverser l'accumulation des spermatozoïdes autochtones pendant leur descente dans le canal hermaphrodite et l'on conçoit aisément que l'autofécondation se produise. Dans les œufs pondus par des Limnées ou des Bulins vierges, j'ai toujours trouvé un spermatozoïde dont l'évolution montre que l'union des gamètes provenant d'un même individu aboutit à une amphimixie normale.

Après accouplement, à côté des gamètes autochtones, une troisième catégorie d'éléments se rencontre dans le tractus génital de l'individu fécondé : les spermatozoïdes étrangers. J'ai pu m'assurer de leur efficacité dans la fécondation des ovocytes, malgré la remarquable faculté d'autofécondation de *Bulinus*, grâce à des expériences d'hybridation. Dès les premières pontes déposées après croisement et pendant un certain temps, une proportion élevée des jeunes, quelquefois tous les jeunes, présentent les caractères paternels dominants. La fécondation croisée a donc l'avantage sur l'autogamie, bien que les deux combinaisons se produisent simultanément le plus souvent.

Pendant l'accouplement le sperme étranger est déposé non dans la poche copulatrice mais dans la partie profonde de l'utérus. Une partie des spermatozoïdes remonte aussitôt l'oviducte et cette migration active les conduit au niveau du carrefour des voies génitales

et, à mon avis, dans le canal hermaphrodite lui-même. Ce canal offre, en effet, des conditions favorables à la conservation du sperme autochtone dont il est toujours bourré et l'on peut admettre que les spermatozoïdes étrangers bénéficient également de ces conditions. Ce point de vue concilie les phénomènes de dégénérescence, régulièrement observés dans la poche copulatrice, avec la nécessité d'une conservation du sperme postulée par les données génétiques. Les spermatozoïdes étrangers ont la possibilité d'atteindre les ovocytes avant que ceux-ci ne soient fatalement fécondés par les spermatozoïdes autochtones.

Il est impossible de distinguer sur les préparations histologiques les deux catégories de spermatozoïdes et par conséquent de savoir si leur répartition dans le canal hermaphrodite est différente. Il est vraisemblable que, par suite de leurs mouvements propres et des mouvements ciliaires des parois du canal, ils sont mélangés et que les ovocytes d'un animal fécondé se trouvent en présence de ce mélange de spermatozoïdes tous aptes à déclencher une activation monospermique normale. C'est dans ces conditions que se présente l'alternative de la fécondation chez *Bulinus contortus*.

Il est évident que les proportions relatives des deux catégories de gamètes mâles sont variables et que, lorsque l'animal fécondé est isolé après l'accouplement, la quantité de spermatozoïdes étrangers s'épuise avec le temps, tandis que les spermatozoïdes autochtones se renouvellent. Mais le pourcentage d'œufs fécondés par les spermatozoïdes étrangers ne paraît pas dépendre uniquement de ce facteur quantitatif ; il serait, sans doute, toujours inférieur à celui des œufs autofécondés si les combinaisons gamétiques se produisaient suivant les lois du hasard. J'ai constaté, en effet, qu'après l'accouplement le stock de spermatozoïdes du sujet mâle est loin d'être épuisé et qu'une partie du sperme déposé s'égare dans la poche copulatrice où il dégénère. Les seuls spermatozoïdes étrangers qui parviennent dans le canal hermaphrodite du sujet femelle doivent être beaucoup moins nombreux que les spermatozoïdes autochtones accumulés, en particulier lorsque le sujet fécondé n'a jamais fonctionné comme mâle auparavant. Malgré cela la fécondation croisée est prépondérante, comme s'il y avait eu sélection au profit de la combinaison xénogamique.

Cette constatation présente quelque analogie avec les résultats de certaines expériences de double fécondation où apparaît une

sélection dans le mélange des spermatozoïdes provenant de différents mâles. C'est ainsi que King (1929), dans ses expériences de double fécondation de femelles de Rat blanc par un mâle noir et un ou plusieurs mâles blancs, obtint toujours un excès de jeunes noirs. Dans les expériences de Crew (1926) et de Dunn (1927) sur des Poules Leghorn ou Wyandotte blanche, fécondées à intervalle rapproché par un mâle de même race et un mâle différent, il y eut toujours prédominance de la combinaison de race pure. La sélection s'est produite dans un cas en faveur de la combinaison hétérozygote, dans l'autre en faveur de la combinaison homozygote. Brieger pense que ces expériences démontrent l'existence d'une *parastérilité imparfaite* se manifestant seulement dans la concurrence entre les deux catégories de spermatozoïdes apportés par le double accouplement. C'est en somme de cette façon que se présente chez un Bulin fécondé les rapports entre l'autofécondation et la fécondation croisée. Whiting (1935) critique les expériences que je viens de citer à cause de l'incertitude sur les proportions relatives des deux catégories de sperme. J'ai montré que chez *Bulinus contortus* diverses observations portaient à croire que la quantité de sperme étranger était toujours inférieure à celle du sperme autochtone. C'est pour cela que je crois pouvoir considérer la prépondérance de la fécondation croisée comme la manifestation d'une *autostérilité imparfaite* en ce sens qu'une fécondation sélective favorise l'une des deux combinaisons gamétiques bien qu'elles soient toutes deux viables.

Le terme de *fécondation sélective* a été employé souvent dans un sens assez vague pour expliquer des exceptions à l'hérédité mendélienne. Jones (1928), tout en précisant la définition s'exprime en ces termes : « if we limit the defininition of fertilization to the fusion of two cells, the gametes, to form the zygote, there is no clear case known of a selective action within the species where the individuals are all compatible with each other ... chance recombination of the germ cells which take part in sexual reproduction is one of the main tenets of mendelism ». Whiting (1935) relève cette phase dans une récente revue et montre que, malgré l'assertion de Jones, la fécondation sélective, même au sens précis de syngamie sélective, existe, chez *Styela* par exemple. Il n'est peut-être pas nécessaire d'adopter une définition aussi restreinte ; du moment que les ovocytes se trouvent dans un mélange de spermatozoïdes

de catégories différentes, la fécondation sélective peut se manifester : *a*) dans l'attraction réciproque des gamètes, *b)* dans l'activation ou *c)* seulement dans les troubles de l'amphimixie. Le résultat est une parastérilité parfaite si l'une des combinaisons gamétiques est complètement impossible ou régulièrement abortive, ou une parastérilité imparfaite si la réalisation de l'une des combinaisons est simplement avantagée par une cause quelconque autre que la fréquence des spermatozoïdes correspondants. Le cas de *Bulinus contortus* rentre dans cette dernière catégorie et je pense que les phénomènes de fécondation sélective existent aussi chez d'autres Pulmonés.

Existence possible de phénomènes de fécondation sélective chez d'autres Pulmonés. — Comme je l'ai montré en étudiant l'extension de la faculté d'autofécondation chez les Pulmonés, on peut distinguer deux groupes suivant les résultats positifs ou négatifs des expériences d'élevage en isolement. Quelques espèces, comme *Agriolimax reticulatus*, des Hélicidés, certains Planorbes, restent très généralement stériles en l'absence d'accouplement. Différents facteurs d'autostérilité ont été envisagés, en particulier ceux qui s'opposent à la réunion des gamètes provenant du même animal.

Ainsi Lams (1910) considérait comme impossible le mélange des ovocytes et du sperme autochtone d'*Arion empiricorum*, par suite de la protandrie, les spermatozoïdes évacuant la glande, avant que les ovocytes ne soient mûrs, pour être remplacés par ceux qu'apporte l'accouplement. Pabst (1914) signale, également chez *Arion*, la dégénérescence des éléments mâles avant la ponte. Chez *Helix arbustorum*, d'après Buresch (1912) les ovocytes seraient libérés par la désintégration du syncytium germinatif et de la lignée spermatique. J. Pérez (1889) avait déjà constaté la présence en tout temps, même après la ponte, de spermatozoïdes accumulés dans le canal hermaphrodite des *Helix*, mais il admettait qu'une dissolution des spermatozoïdes libérait le canal, d'une façon temporaire, au moment de la descente des ovocytes qu'il n'avait pu surprendre. D'autres auteurs pensent que la protandrie n'est qu'apparente et que les phénomènes de dégénérescence n'interviennent guère dans la séparation des gamètes, parce qu'ils ne se produisent en réalité que chez des animaux âgés ou à la fin de la période de reproduction. On sait, du reste, que l'autofécondation est possible chez les Arionidés et Künkel (1916) insiste sur la présence permanente de

sperme dans le canal hermaphrodite de nombreuses espèces de Stylommatophores pendant toute l'activité génitale. Les observations de Ikeda (1937) chez *Philomycus bilineatus* et de Perrot (1937) chez *Helix pomatia*, montrent bien que les ovocytes, pendant leur descente, traversent la masse des spermatozoïdes. Chez les *Basommatophores*, la présence de sperme dans le canal hermaphrodite pendant la période de ponte paraît également constante. D'une façon générale, la rencontre des éléments sexuels autochtones n'est empêchée ni par la structure anatomique de l'appareil génital ni par une dissociation du cycle sexuel. La nécessité pour les ovocytes de traverser les spermatozoïdes accumulés paraît être une des caractéristiques de l'hermaphrodisme des Pulmonés mais l'autofécondation n'en est pas pour cela inéluctable.

Chez les Stylommatophores, la descente des ovocytes, qui doit être rapide, a été rarement observée. Les ovocytes rencontrés pendant leur descente naturelle chez *Philomycus* et *Helix* par Ikeda (1937) et Perrot (1937) n'étaient pas fécondés, bien qu'ils fussent entourés d'innombrables spermatozoïdes apparemment parfaits. Il ne semble pas que la protection de ces ovocytes contre une insémination précoce puisse être due à la présence d'une membrane mais à une indifférence réciproque des gamètes qui provient peut-être de leur immaturité.

On sait en effet que chez les Stylommatophores la fécondation se produit dans un diverticule spécial, la « poche de fécondation », situé près du carrefour des voies génitales (seul Lams, 1910, décrit une fécondation intragonadique chez *Arion empiricorum*). L'ovocyte subit-il en cet endroit seulement une transformation qui le rend réceptif et qui accompagne la rupture de la vésicule germinative et l'entrée en maturation ? Chez certaines espèces (*Helix*, *Eulota*, *Bradybæna*) l'existence d'une modification importante est indiquée par l'apparition de protubérances caractéristiques sur la surface des ovocytes contenus dans la poche de fécondation ; Ikeda (1930) les considère comme des cones de fécondation.

L'absence de fécondation dans le canal hermaphrodite tient-elle à l'immaturité des spermatozoïdes ? Cette hypothèse a été reprise récemment par Künkel (1916) et Ikeda (1937) qui voient dans la « métamorphose » que subiraient les spermatozoïdes dans la poche copulatrice, la solution du problème de la fécondation.

Je rappelle que, d'après ces auteurs, chez les Limacidés et les

Arionidés, les spermatozoïdes flagellés mobiles, apportés par l'accouplement, perdent leur flagelle. Ces éléments immobiles, réduits à la tête et au centriole, parviendraient cependant dans la poche de fécondation et seraient seuls susceptibles d'activer les ovocytes entourés de spermatozoïdes flagellés autochtones entraînés pendant leur descente. Tel serait le schéma de la fécondation croisée. L'autofécondation, que ces auteurs ont constatée de façon certaine, serait due à ce que les spermatozoïdes autochtones auraient la possibilité d'émigrer du canal hermaphrodite dans la poche copulatrice pour se métamorphoser eux aussi. Ainsi, chez un individu privé d'accouplement, les ovocytes trouveraient dans la poche de fécondation des spermatozoïdes actifs. Chez un animal fécondé, la poche de fécondation contiendrait donc trois sortes de spermatozoïdes : des autochtones flagellés inactifs, des autochtones et des étrangers métamorphosés. On voit que cette conception n'exclut pas une alternative analogue à celle qui se présente chez *Bulinus*. La fécondation doit avoir lieu, comme le constate Ikeda (1937, p. 109), dans un mélange de spermatozoïdes. L'alternative de la fécondation peut être tranchée par les facteurs quantitatifs ou sélectifs.

J'ai discuté (voir page 176) l'interprétation de cette métamorphose des spermatozoïdes qui n'est certainement pas générale. Les observations s'accordent, au contraire, pour montrer que les spermatozoïdes dégénèrent dans la poche copulatrice des Pulmonés qui ne peut être le lieu de conservation du sperme étranger actif. Dans la plupart des cas il a été constaté que les spermatozoïdes fécondants étaient flagellés comme ceux du canal hermaphrodite. Il me paraît certain que la fécondation a lieu dans un mélange de spermatozoïdes étrangers et autochtones ; soit que : les premiers proviennent de l'accouplement, après être remontés par migration active, et les seconds du canal hermaphrodite, entraînés par la descente des ovocytes, soit que : les deux catégories, conservées ensemble dans le canal hermaphrodite, parviennent dans la poche de fécondation en même temps que les ovocytes.

Chez les Basommatophores, la descente des ovocytes dans le canal hermaphrodite n'a jamais été observée, à ma connaissance, chez un individu fécondé. Seul Crabb (1927) a rencontré quelques ovocytes libres en sacrifiant des individus vierges de *Limnæa stagnalis appressa* dont certains avaient été centrifugés sur le vivant.

Dans ces conditions, il observait une intense polyspermie et concluait que l'autofécondation se produisait inévitablement, chez cette espèce, dans le canal hermaphrodite, avant que les spermatozoïdes étrangers n'aient pu intervenir. J'ai montré, au contraire, que, dans les conditions naturelles, la fécondation était monospermique, mais je n'ai pu déterminer dans les espèces que j'ai étudiées si elle avait lieu normalement dans le canal hermaphrodite ou dans une région du carrefour génital qui serait l'équivalent physiologique de la poche de fécondation des Stylommatophores.

Mes observations m'ont conduit à penser que les spermatozoïdes étrangers étaient contenus dans le canal hermaphrodite. Ils ont ainsi la possibilité de rejoindre les ovocytes au moins en même temps que les spermatozoïdes autochtones, possibilité que leur refusait Crabb. Les ovocytes seraient ici également plongés dans un mélange de spermatozoïdes au moment de la fécondation.

Ces diverses considérations laissent supposer que les phénomènes de fécondation sélective, qui jusqu'ici n'étaient connus que chez *Ciona* et *Styela* parmi les Métazoaires hermaphrodites, tiennent une place importante dans la reproduction des Pulmonés susceptibles d'autofécondation. Cette manifestation de « parastérilité imparfaite » ne peut être mise en évidence que lorsqu'il y a concurrence entre deux catégories de spermatozoïdes porteurs de gènes différents. Il s'agit peut-être : d'une attraction particulière des gamètes d'origine différente ; d'une mobilité plus grande des spermatozoïdes exogènes, activés par leur passage dans la voie mâle puis dans l'oviducte (1) ; d'une incompatibilité gamétique transitoire, comme celle de *Styela* dont les ovocytes quelques heures après leur émission peuvent être aussi bien fécondés par les spermatozoïdes autochtones.

D'après mes expériences et les données génétiques que j'ai pu relever, il apparaît que la prépondérance de la fécondation croisée sur l'autofécondation est variable suivant les cas. Tantôt les deux modes s'accomplissent simultanément, tantôt la fécondation croisée

(1) Cette idée est suggérée par les travaux récents sur les variations du pouvoir fécondant des spermatozoïdes prélevés dans les vésicules séminales du mâle ou après l'éjaculation chez la Drosophile (Gottschewski, 1937, *Naturwissenschaften*, XXV, p. 650), chez les Mammifères et les Oiseaux (cf. Munro, 1938, *J. exp. Zöol.*, LXXIX, p. 71).

est momentanément exclusive. L'autostérilité de certaines espèces tient peut-être à un degré d'incompatibilité gamétique plus élevé. Il semble aussi que chez les Hélicidés il faille attribuer une influence importante à l'accouplement dans le déclenchement de la ponte, comme le prouvent certaines expériences d'hybridation interspécifiques de Lang. Les phénomènes sont infiniment plus complexes, chez les Pulmonés, que dans les cas où la fécondation est externe et directement accessible à l'expérimentation.

La place que j'attribue aux phénomènes de fécondation sélective dans le règlement des rapports, variables suivant les espèces de Pulmonés, entre les deux modes de fécondation me paraît constituer un point de vue nouveau, susceptible d'orienter des recherches ultérieures sur les manifestations de la sexualité chez les animaux hermaphrodites.

RÉSUMÉ

I. — Recherches sur l'autofécondation chez les Pulmonés

La fécondation croisée est en général considérée comme le processus régulier chez les Métazoaires hermaphrodites qui s'accouplent. On sait cependant que des sujets vierges appartenant à de nombreuses espèces de Pulmonés sont susceptibles de se reproduire dans des conditions d'isolement strict. Je l'ai vérifié, ou constaté, chez *Limnæa auricularia*, *L. stagnalis*, *L. palustris*, *L. peregra*, *Physa acuta*, *Planorbis boissyi*, *Indoplanorbis exustus*, *Bulinus contortus*, *Pyrgophysa forskali*. Cette fécondité avait donné lieu à diverses interprétations : autofécondation, pseudogamie, parthénogenèse.

a) *Etude cytologique de l'autofécondation.* — Les ovocytes de Limnées et de Bulins vierges subissent une maturation normale. Chacun d'eux est fécondé par un spermatozoïde provenant de la même glande hermaphrodite, qui pénètre avec son flagelle et se transforme en un pronucléus mâle, dont les chromosomes prennent part à la première cinèse de segmentation.

Mes recherches (dont le début remonte à 1927) complètent celles de Crabb (1927 1928) et d'Ikeda (1937) et montrent que la réunion des gamètes autochtones aboutit à une amphimixie normale. Il est très vraisemblable que dans les nombreux cas de fécondité sans accouplement préalable, observés chez les Pulmonés, le développement des œufs est bien dû à l'autofécondation.

b) *Capacité d'autofécondation des différentes espèces.* — Toutes les espèces ne possèdent pas cette faculté au même degré. Chez les Hélicidés et certains Planorbidés (*P. carinatus*), l'autofécondation est exceptionnelle et l'accouplement a une influence nette sur le déclenchement de la ponte. Chez les Limnæidés et Bulinidés au contraire, on a pu élever une série de générations sans qu'intervienne la fécondation croisée.

II. — Recherches sur la fécondation croisée chez *Bulinus contortus*

J'ai recherché, chez *B. contortus*, qui s'est montré doué d'une faculté d'autofécondation particulièrement remarquable, et chez lequel l'existence de races *Aphalliques* réalise une expérience naturelle d'endogamie la plus stricte, si l'autofécondation n'était pas le mode exclusif de reproduction. J'ai établi, comme on va le voir, que la fécondation croisée existe à côté de l'autofécondation.

a) *Dimorphisme génital.* — L'appareil génital comporte normalement un organe copulateur complexe, dont la structure, qui n'avait pas été décrite, explique certaines particularités de l'accouplement et paraît constituer un caractère distinctif du groupe des Bulinidés. A côté de la forme *euphallique* (type *A*), existe une forme *aphallique* (type *B*), totalement dépourvue d'appareil copulateur et ne possédant qu'une seule voie pour l'évacuation des produits génitaux; il y a donc un dimorphisme génital des plus net.

L'*étude statistique* des populations naturelles révèle la fréquence de l'anomalie et l'existence, dans certaines localités, de races presque exclusivement aphalliques ou euphalliques.

L'*étude embryologique* montre que le dimorphisme provient de l'évolution normale, ou de l'involution précoce de l'ébauche propre de l'appareil copulateur. Cette ébauche est présente chez les jeunes *B*, au moment de l'éclosion.

b) *Dimorphisme pigmentaire.* — J'ai rencontré deux variétés de Bulins : l'une est caractérisée par la présence, sur le manteau, de taches épithéliales de pigment noir, visibles par transparence sous la coquille — l'autre est dépourvue de ces taches.

c) *Analyse factorielle des dimorphismes.* — J'ai précisé les particularités génétiques de ces deux dimorphismes avant de les utiliser pour l'analyse des problèmes de la fécondation, objet essentiel de ce mémoire.

1. Les *caractères phalliques* sont, dans une certaine mesure, labiles.

Dans mes élevages, entretenus dans une stricte endogamie, je n'ai pas pu isoler de races pures à partir des différentes souches reçues (Corse, Maroc, Sénégal, Egypte), mais des races à tendances nettement opposées, produisant, soit une majorité de *A* (races α), soit une majorité de *B* (races β), dont les tendances quant à la fréquence de l'aphallie, sont héréditaires.

Les hybrides F_1, résultant du croisement $\alpha \times \beta$ produisent, par autofécondation, une descendance dont la composition est intermédiaire entre celles des races parentes. La ségrégation se manifeste en F_2, où l'on reconnaît des individus à tendance génétique α ou β comme les parents et des individus dont la descendance est intermédiaire comme celle des hybrides F_1.

2. Les *caractères pigmentaires* peuvent être considérés comme l'expression de facteurs mendéliens formant un couple allélomorphique : *tacheté* (dominant), *non tacheté* (récessif).

d) *Preuves génétiques de la fécondation croisée.* — J'ai spécialement utilisé les caractères de pigmentation, qui permettent de définir, en quelque sorte, les spermatozoïdes étrangers et autochtones, dans les croisements du type ♀ non tachetée × ♂ tacheté.

Dès les premières pontes, les jeunes tachetés apparaissent en grand nombre; leur fréquence décroît ensuite progressivement (en l'absence de nouvelle copulation). L'influence du croisement, dans les conditions d'élevages réalisées, se manifeste pendant 1 à 3 mois et durant la ponte de plusieurs cen-

taines d'œufs. Les deux modes de fécondation s'accomplissent simultanément chez *Bulinus*, mais les spermatozoïdes étrangers concurrencent avec avantage les spermatozoïdes autochtones, malgré la remarquable faculté d'autogamie de cette espèce.

e) *Migration et conservation des spermatozoïdes apportés par l'accouplement.* — Chez *Bulinus*, la poche copulatrice, à laquelle est généralement attribué le rôle de réceptacle séminal chez les Pulmonés, ne reçoit pas le sperme au moment de l'accouplement. Les spermatozoïdes sont déposés dans l'utérus et, par leurs mouvements actifs, ils émigrent, pour la plupart en quelques heures, vers le sommet de l'oviducte; j'ai pu suivre les étapes de leur passage dans le canal hermaphrodite lui-même.

Une partie des spermatozoïdes est entraînée cependant de façon passive dans la poche copulatrice, où ils subissent une rapide dégénérescence. Dans le même organe, se rencontrent parfois des œufs abortifs et d'autres déchets, provenant de la branche femelle du tractus génital. D'après Künkel (1916) et Ikeda (1937), le séjour dans la poche copulatrice serait nécessaire pour que les spermatozoïdes deviennent aptes à la fécondation. Je considère que le sperme parvenu dans cet organe, chez *Bulinus*, est voué à la dégénérescence. Je montre qu'il en est peut-être de même chez les autres Pulmonés et que le lieu de conservation des spermatozoïdes actifs doit-être cherché ailleurs.

Au moins chez les Basommatophores, qui ne présentent pas de chambre de fécondation spécialisée comme les Stylommatophores, le canal hermaphrodite, qui assure des conditions favorables à la conservation des spermatozoïdes autochtones, doit contenir également les spermatozoïdes étrangers actifs

III. — Rapports entre les deux modes de fécondation

Les ovocytes, au cours de leur descente, rencontreraient ainsi un mélange des deux catégories de spermatozoïdes. L'avantage marqué de la xénogamie ne peut être attribué, dans mes expériences, à une prédominance quantitative des spermatozoïdes étrangers (ils sont vraisemblablement beaucoup moins nombreux), mais on peut y voir la manifestation d'une *autostérilité imparfaite*.

Bulinus fournirait, à côté des Ascidies *Ciona* et *Styela*, un exemple des phénomènes de fécondation sélective jusqu'ici très peu étudiés chez les animaux hermaphrodites. Je montre que, chez d'autres Pulmonés, où la faculté d'autofécondation est moins développée que chez *Bulinus*, on peut envisager l'hypothèse d'une fécondation sélective plus ou moins exclusive, pour expliquer les rapports, variables suivant les espèces, qui existent entre les deux modes de fécondation.

BIBLIOGRAPHIE

Adanson (M.). — Histoire naturelle du Sénégal, Coquillages. Paris, 1757.

Allen (Ch.). — Self-fertilization. *J. conch. London*, XX, p. 126, 1935.

Angel (P.). — Histogenèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*. *Arch. Biol. Liege*, XIX, p. 389, 1903.

— Sur une ancienne théorie du déterminisme cyto-sexuel des gamètes et les résultats des injections de folliculine à des embryons de Poulet. *C. R. Soc. Biol. Paris*, CXX, p. 118, 1935.

Anderson (Ch. W.). — Enquête et recherches sur la Bilharziose en Tunisie. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, XII, p. 3, 1923.

André (E.). — Le pigment mélanique chez les Limnées. *Rev. suisse Zool. Genève*, III, p. 429, 1896.

Ankel (W. E.). — Prosobranchia. *Tierwelt der Nord-und Ostsee, Leipzig*, 1936.

Annandale (N.). — Freshwatershells from Mesopotamia. *Rec. Ind. Mus. Calcutta*, XV, p. 159, 1918.

— Notes on the genera *Bullinus* and *Physa* in the Mediterranean basin (Mollusca Pulmonata). *Ind. J. Med. Res.*, X, p. 482, 1922.

Artom (C.). — Gli elementi germinativi della ghiandola ermafroditica nei Molluschi Prosobranchi del genere *Valvata* con speciale riguardo ad alcuni presunti stadi iniziali di spermatogenesi aberrante in *Valvata piscinalis* e in *Valvata cristata*. *Arch. zool. Torino*, XXI, p. XXVI, 1935.

Babor (J. F.). — Ueber den Cyclus der Geschlechtsentwicklung der Stylommatophoren. *Verh. Deutsch. zool. Ges. Leipzig*, IV, p. 55, 1894.

— Zur Bionomie der Nacktschnecken aus der Gattung *Agriolimax*. X^e *Int. Congr. Zool. Budapest*, p. 859, 1929.

Baer (K. von). — Selbstbefruchtung an einer hermaphroditischen Schnecke beobachtet. *Arch. Anat. Physiol.* (Müller), p. 224, 1835.

Bailey (J. L.). — Some data on growth, longevity and fecundity in *Lymnæa columella*. *Biol. Generalis Wien*, VII, p. 407, 1931.

Baker (F. C.). — The classification of the large Planorboïd snails of Europe and America. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 112, 1931.

— The genitalia of the indian mollusk *Indoplanorbis exustus*. *J. Morph. Philadelphia*, LV, p. 1, 1933.

— Self-fertilization and nidification in *Physa halei*. *Nautilus Philad.*, XLVII, p. 35, 1933.

Baker (H. B.). — Mexican Mollusks collected for Dr Bryant Walker in 1926. *Occ. Pap Mus. Zool. Univ. Mich.*, n° 220, 1930.

Baltazar (M.). — Contribution à l'étude de la Bilharziose vésicale au Maroc. *Travaux de l'Institut Pasteur du Maroc, Casablanca*, 1933.

Baltzer (F.). — Ueber die Chromosomen der *Tachea (Helix) hortensis, Tachea austriaca* und der sogenannten einseitigen Bastarde *T. hortensis* × *T. austriaca*. *Arch. Zellforsch. Leipzig*, XI, p. 151, 1913.

Barnéoud (C.) et Carrosse (J.). — Enquête sur la Bilharziose vésicale à Marrakech. *Arch. Inst. Pasteur Alger*, VII, p. 51, 1929.

Baudelot (E). — Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques Gastéropodes. *Ann. Sci. nat. Paris* (4e sér.), XIX, p. 135 et 268, 1863.

Baylis (H. A.). — The names of some molluscan hosts of the Schistosomes parasitic in man. *Ann. Trop. Med. Parasit. L'pool*, XXV, p. 370, 1931.

Belar (K.). — Die Cytologie der Merospermie bei freilebenden *Rhabditis*-Arten. *Z. Zell. Geweblehre*, I, p. 1, 1924.

— Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. *Handbuch der Vererbungswissenschaft Berlin*, B. I, 1928.

Bergerot (J.). — Le foyer de Bilharziose de Djanet, Pays Ajjer (Sahara Algérien). *Arch. Inst. Pasteur Alger*, XIII, p 47, 1935.

Berghe (L. Van den). — Sur un Ciliate parasite de pontes de Mollusques d'eau douce, *Glaucoma pædophthora* n. sp. *C. R. Soc. Biol. Paris*, CXV, p. 1423, 1934.

— Notes œcologiques sur quelques Mollusques d'eau douce du Katanga (Congo Belge) *Mélanges P. Pelseneer*, p. 457, 1936.

Blanc (H.). — Deux anomalies de l'appareil génital hermaphrodite de l'Escargot (*Helix pomatia*). *Verh. schweiz. naturf. Ges.*, XCIV, p. 290, 1912.

Bloch (S.). — Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süsswasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse. *Rev. suisse Zool. Genève*, XLV, p. 157, 1938.

Boettger (C. R.). — Artänderung unter dem Einfluss des Menschen. *Arch. Zool. Torino*, XVI, p. 250, 1931-1932.

— Die Farbenvarianten der Posthornschnecke *Planorbarius corneus* L. und ihre Bedeutung. *Z. indukt. Abstamm.-u. VererbLehre*, LXIII, p. 112, 1932.

— Arthybriden bei Mollusken. *Sitz. Ber. Ges. naturf. Fr. Berlin*, 16, IV, 1935, p. 141.

Boulangé (H.). — Observations sur une anomalie de l'appareil génital chez un *Helix pomatia*. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, XLIV, p. 165, 1914.

Bousquet (A.). — La Bilharziose dans le Nefzaoua. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, XIX, p. 438, 1930.

Boycott (A. E.). — The genitalia of *Acanthinula aculeata*. *Proc. Malacol. Soc. London*, XII, p. 221, 1917.

— Parthenogenesis in *Paludestrina jenkinsi*. *J. Conch. London*, XVI, p. 54, 1919.

Boycott (A. E.) et Diver (C.). — On the inheritance of sinistrality in *Limnæa peregra*. *Proc. Roy. Soc. London*, B, XCV, p. 207, 1923.

Boycott (A. E.), Diver (C.), Garstang (S. L.) et Turner (F. M.). — The inheritance of sinistrality in *Limnæa peregra*. *Philos. Trans. London*, B, CCXIX, p. 51, 1930.

Braun (M.). — Zur Frage der Selbstbefruchtung bei Zwitterschnecken. *NachrBl. D. Malak. Ges. Frankfürt.*, XX, p. 146, 1888.

Brieger (F.). — Selbststerilität und Kreuzungssterilität. *Monographien gesamt. Physiol. Pflanzen* und *Tiere*, XXI, Springer, Berlin, 1930.

Brockmeier (H.). — Zur Fortpflanzung von *Helix nemoralis* und *Helix hortensis*, nach Beobachtungen in der Gefangenschaft. *NachrBl. D. Malak. Ges. Frankfürt*, XX, p. 113, 1888.

Brumpt (E.). — La Bilharziose au Maroc. Répartition du *Bullinus contortus* et du *Planorbis metidjensis*. Etude épidémiologique comparée du foyer tunisien de Gafsa et du foyer marocain de Marrakech. *Bull. Soc. Path. Exot. Paris*, XV, p. 632, 1922.

— Etude de l'autofécondation du Mollusque aquatique Pulmoné, *Bullinus contortus*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, CLXXXVI, p. 1012, 1928.
— Cycle évolutif du *Schistosoma bovis* (*Bilharzia crassa*). Infection spontanée du *Bullinus contortus* en Corse. *C. R. Acad. Sci. Paris*, CLXXXIX, p. 879, 1929.
— *Schistosoma bovis* et *Sch. mansoni* ne sont pas transmis par *Planorbis (Indoplanorbis) exustus* : observations biologiques concernant ce Planorbe (autofécondation, érosion de la coquille, élevage). *Ann. Parasitol. Paris*, XIV, p. 464, 1936.
Buresch (J.). — Untersuchungen ueber die Zwitterdrüse der Pulmonaten. I. Die Differenzierung der Keimzellen bei *Helix arbustorum*. *Arch. Zellforsch. Leipzig*, VII, p. 314, 1912.
Byrnes (E. F.). — The maturation and fertilization of the egg of *Limax agrestis*. *J. Morph. Philadelphia*, XVI, p. 201, 1899.

Callot (J.). — Note sur la Bilharziose dans le Caïdat de Nefzaoua (Tunisie). *Ann. Parasitol. Paris*, XIII, p. 533, 1935.
Carrosse (J.). — Foyers européens de Bilharziose vésicale. Enquête en Provence. *Bull. Soc. Path. exot. Paris*, XXIII, p. 731, 1930.
Chadwick (W. H.). — Self-fecundation in *Planorbis vortex*. *J. Conch. London*, X, p. 265, 1903.
Chalaux (J.). — Sporocystes d'un *Brachylæmus dujardini* chez *Helix aspersa*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Bretagne*, XII, p. 56, 1935.
Chatton (E.). — La micro-inclusion à l'agar-paraffine, technique protistologique et embryologique. *Bull. histol. appl. path. technique Lyon*, IV, p. 1, 1927.
Cleave (H. J. van) et Altringer (D. A.). — Studies on the life cycle of *Campeloma rufum* a fresh water snail. *Amer. Nat. N. Y.*, LXXI, p. 167, 1937.
Cole (W.). — Egg-laying in two species of *Planorbis*. *Amer. Nat. N. Y.*, LIX, p. 284, 1925.
Collinge (W. E.). — On the absence of the male reproductive organs in two hermaphrodite Molluscs. *J. Anat. Physiol.*, XXVII, p. 237, 1893.
Colton (H. S.). — Some effects of environment on the growth of *Lymnæa columella* Say. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, LX, p. 410, 1908.
— *Lymnæa columella*, and self-fertilization. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, LXIV, p. 173, 1912.
— Self-fertilization in the air breathing Pond-Snails. *Biol. Bull. Woods Hole*, XXXV, p. 48, 1918.
— Ten years with the self-fertilized line of *Lymnæa columella*. *Anat. Rec. Philadelphia*, XXIII, p. 97, 1922.
Colton (H. S.) et Pennypacker (M.). — The results of twenty years of self-fertilization in the Pond-Snail *Lymnæa columella*. *Amer. Nat. N. Y.*, LXVIII, p. 129, 1934.
Comandon (J.) et Fonbrune (P. de). — Recherches effectuées aux premiers stades du développement d'œufs de Gastéropodes et d'un Ver à l'aide de la cinématographie. *Arch. Anat. Micr. Paris*, XXXI, p. 79, 1935.
Conklin (E. G.). — The effect of centrifugal force upon the organization and development of the eggs of freshwater Pulmonates. *J. Exp. Zool. Philadelphia*, IX, p. 417, 1910.
Connolly (M.). — The non-marine Mollusca of Portuguese East-Africa. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, XII, p. 105, 1925.

Crabb (E. D.). — Genetic experiments with Pond-Snails *Lymnæa* and *Physa*. *Amer. Nat. N. Y.*, LXI, p. 54, 1327.
— Anatomy and function of the reproductive system in the Snail *Lymnæa stagnalis appressa*. *Biol. Bull. Woods Hole*, LIII, p. 55, 1927.
— The fertilization process in the Snail *Lymnæa stagnalis appressa*. *Biol. Bull. Woods Hole*, LIII, p. 67, 1927.
— Self-fertilization in the Pond-Snail *Lymnæa palustris*. *Trans. Amer. Micr. Soc. Menasha*, XLVII, p. 82, 1928.
— Growth of a Pond-Snail, *Lymnæa stagnalis appressa*, as indicated by increase in shell-size. *Biol. Bull. Woods Hole*, LVI, p. 41, 1929.
— The origin of independant and conjoined twins in freshwater Snails. *Arch. Entw. Mech. Org. Berlin*, CXXIV, p. 332, 1931.
Crew (F. A. E.). — On fertility in the domestic fowl. *Proc. Roy. Soc. Edimburgh*, XLVI, p. 230, 1926.
Cuénot (L.). — Etudes physiologiques sur les Gastéropodes Pulmonés. *Arch. Biol. Liége*, XII, p. 683, 1892.

Dalcq (A.). — Contribution à l'analyse des fonctions nucléaires dans l'ontogenèse de la Grenouille. I. Etude cytologique des œufs fécondés par du sperme trypaflaviné. *Arch. Biol. Liége*, XLI, p. 143, 1931.
Darlington (C. D.). — Recent advances in cytology (2e éd.). London, 1937.
Dasen (D. D.). — Structure and function of the reproductive system in *Ariophanta ligulata*. *Proc. Zool. Soc. London*. p. 97, 1933.
Diver (C.) et Andersson-Kottö (I.). — Sinistrality in *Limnæa peregra*, the problem of mixed broods. *J. Genet. Cambridge*, XXXV, p. 477, 1938.
Diver (C.), Boycott (A. E.), Garstang (S. L.). — The inheritance of inverse symmetry in *Limnæa peregra*. *J. Genet. Cambridge*, XV, p. 113, 1925.
Dollfus (R. Ph.). — Sur la présence en France et en Corse de *Bullinus contortus* hôte intermédiaire de *Schistosoma hæmatobium*, note préliminaire. *Bul. Soc. Path. exot. Paris*, XV, p. 208, 1922.
Dorello (P.). — Fenomeni che si osservano dopo l'accopiomento nell' apparechio genitale del genere *Helix*. *Boll. Ist. Zool. Univ. Roma*, III-IV, 1925-26.
— La selezione dei nemaspermi nei Gastropodi Polmonati. *Boll. Acc. Medica Perugia*, 1927, n° 3.
Dunn (L. C.). — Selective fertilization in fowls. *Poultry Science*, VI, 1927.
Dupuis (P.) et Putzeys (J.). — Deuxième note concernant la faune malacologique africaine. *Ann. Soc. Zool. Belge*, LIII, p. 69, 1922.

Eisig (H.). — Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechts-organe von *Lymnæus*. *Z. wiss. Zool. Leipzig*, XIX, p. 298, 1869.
Emura (S.) et Ikeda (K.). — On the possibility of self-fertilization and longevity of spermatozoa in the receptaculum seminis of a land Snail, *Bradybæna similaris stimpsoni* (Pfeiffer). *Venus, Kyoto*, IV, p. 208, 1934.
Fagot (M.). — Histoire malacologique des Pyrénées françaises. I. Pyrénées Orientales. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, XIII, p. 82, 1879.
Fantham (H. B.). — Some parasitic Protozoa found in South-Africa. *S. Afr. J. Sci. Johannesburg*, XXII, p. 346, 1925.
Filhol (J.). — Canal déférent d'*Helix aspersa*. Différences cytologiques en hiver et au cours de l'estivation artificielle. *C. R. Soc. Biol. Paris*, CXVI, p. 394, 1934.

— Modifications des constituants cellulaires dans les vésicules multifides des Pulmonés au cours de l'hibernation et du repos sécrétoire. *C. R. Soc. Biol. Paris*, CXVIII, p. 1273, 1935.

Fischer (F.). — Die Begattung bei *Limax maximus*. *Jena Z. Naturw.*, LV, p. 101, 1917.

Froutin (G. H.). — Contribution à l'étude du tissu conjonctif des Mollusques et plus particulièrement des Lamellibranches et des Gastéropodes. *Thèse Sciences, Montpellier*, 1937.

Furrow (Cl. L.). — Development of the hermaphrodite genital organs of *Valvata tricarinata*. *Z. Zellf. mikr. Anat. Berlin*, XXII, p. 282, 1935.

Garnault (P.). — Sur les phénomènes de la fécondation chez l'*Helix aspersa* et l'*Arion empiricorum*. *Zool. Anz. Leipzig*, XI, p. 731, XII, p. 10, 33, 1888-1889.

— La castration parasitaire chez *Helix aspersa*. *Bull. Sci. France-Belgique*, XX, p. 137, 1889.

Gauthier (H.). — Enquête sur la répartition en Algérie des Mollusques susceptibles de véhiculer la Bilharziose vésicale. *Arch. Inst. Pasteur, Alger*, XII, p. 305, 1934.

Gavrilov (K.). — Contributions à l'étude de l'autofécondation chez les Métazoaires hermaphrodites. *Bull. Ass. Russe Rech. Sci. Prague, sect. Sci. Nat. et Math.*, II, p. 163, 1935.

Geigy (R.). — Anomalies de l'appareil génital chez *Helix pomatia*. *Rev. suisse Zool. Genève*, XXXII, p. 207, 1925.

Gerhardt (U.). — Kopulation der Limaciden. *Z. Morph. Okol. Tiere, Berlin*, XXVII, 1933 ; XXVIII-XXX-XXXI-XXXII, 1937.

Germain (L.). — Mollusques terrestres et fluviatiles. *Faune de France, Paris*, 1931.

Germain (L.) et Neveu-Lemaire (M.). — Essai de Malacologie médicale. *Ann. Parasitol. Paris*, IV, p. 345, 1926.

Gratiolet (P.). — Observations sur les zoospermes des Hélices. *J. Conchyliol. Paris*, I, p. 116, 1850.

Grégoire (V.). — Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique. *Cellule, Louvain*, XXII, 1905-XXVI, 1910.

Haas (F.). — Zur Systematik und geographischen Verbreitung der im paläarktischen Gebiet vorkommenden *Bulinus* Arten *Arch. Naturgesch. Leipzig, N. F.*, IV, p. 230, 1935.

— Binnen-Mollusken aus Inner-Afrika, hauptsächlich gesammelt von Dr F. Haas während der Schomburg Expedition in den Jahren 1931-32. *Abh. senckenberg. Naturf. Ges.*, 431, 1936.

Helmcke (J. G.). — Untersuchungen über die Schalen und Körper-färbung der Landschnecken. *Zool. Jahrb. Jena (Anat.)*, LX, p. 1, 1935.

Helmy (H.). — Rôle du réservoir d'Assouan dans la dissémination des *Bullinus* en Egypte. *Bull. Soc. Path. exot. Paris*, XXVI, p. 1265, 1933.

Hoffmann (H.). — Ueber die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei *Limax maximus*. *Z. wiss. Zool. Leipzig*, CXIX, p. 493, 1922.

Hofmann (E.). — Beiträge zur Teratologie des Schnecken. *Zool. Anz. Leipzig*, XXXIX, p. 249, 1912.

— Ueber den Begattungsvorgang von *Arianta arbustorum* L. *Jena Z. Naturw.* LIX, p. 363, 1923.

Holzfuss (E.). — Selbstbefruchtung einiger Süsswasserschnecken. *NachrBl. D. Malak. Ges. Frankfurt*, XCVI, p. 67, 1914.

Honigmann (H.). — Beiträge zur Kenntnis des Albinismus bei Schnecken. *NachrBl. D. Malak. Ges. Frankfurt*, XL, p. 39, 1908.

Hurst (C. T.). — Structural and functional changes produced in the Gastropod Mollusk, *Physa occidentalis*, in the case of parasitism by the larvæ of *Echinostoma revolutum*. *Univ. Calif. Pub. Zool.*, XXIX, p. 321, 1927.

— Body weight of Snails with reference to health and parasitim. *Amer. Nat. N. Y.*, LXX, p. 400, 1936.

Ikeda (K.). — The spermatozoa of *Philomycus bilineatus* with special reference to their metamorphosis in the receptaculum seminis. *Annot. zool. jap.*, XII, p. 295, 1929.

— The fertilization cones of the land snail *Eulota* (*Eulotella*) *similaris stimpsoni* Pf. *Japan. J. Zool. Tokyo*, III, p. 89, 1930.

— Cytogenetic studies on the self-fertilization of *Philomycus bilineatus* Benson. *J. Sci. Hirosima B.* 1, *Zool.*, V, p. 67, 1937.

Jones (F. D.). — Selective fertilization. *Univ. of Chicago Press*, 1928.

Kennard (A. S.) et Woodward (B. B.). — Nomenclatorial notes relating to british non-marine Mollusca. *Proc. Malac. Soc. London*, XIV, p. 77, 1921.

King (H. D.). — Selective fertilization in the Rat. *Arch Entw. Mech Org.* Berlin, CXVI, p. 202, 1929.

Klotz (J.). — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechts-apparates von *Lymnæus*. *Jena. Z. Naturw.*, XXIII, p. 1, 1889.

Kostanecki (K.). — Ueber abnorme Richtungskörpermitosen in befruchteten Eiern von *Cerebratulus marginatus*. *Bull. Acad. Cracovie*, V, p. 270, 1902.

Kostanecki (K.) et Wierzejski (A.). — Ueber das Verhalten der sogen. Achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an *Physa fontinalis*. *Arch. mikr. Anat. Bonn*, XLVII, p. 309, 1896.

Krull (H.). — Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. *Zool. Jahrb. Jena* (*Anat.*), LX, p. 399, 1935.

Krull (W. H.). — Importance of laboratory raised snails in Helminthlogy with life history notes of *Gyraulus parvus*. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 226, p. 1, 1931.

Künkel (K.). — Vermehrung und Lebensdauer der *Limnæa stagnalis* L. *NachrBl. D. Malak. Ges. Frankfurt*, XL, p. 70, 1908.

— Ein bisher unbekannter, grundlegender Faktor für die Auffindung eines Vererbungs gesetzes bei den Nacktschnecken. *Verhandl. Ges. deuts. Naturf. Artz.*, LXXXIII, p. 437, 1911-1912.

— Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg, 1916.

— Experimentelle Studie über *Vitrina brevis* Fer. *Zool. Jahrb. Jena* (*Allg. Zool.*), XLVI, p. 575, 1929.

— Zur Biologie des *Limax tenellus*, mit besonderer Berücksichtigung der Kopula. *Zool. Jahrb. Jena* (*Allg. Zool.*), LIII, p. 553, 1934.

Lacaze-Duthiers (H. de). — Les organes de la reproduction de l'*Ancylus fluviatilis*. *Arch. Zool. exp. gén. Paris*, 3e s. VII, 1899.

Lams (H.). — Recherches sur l'œuf d'*Arion empiricorum*. *Mem. Acad. R. Belg. Cl. Sci.*, in-4°, 2e s. II, 1910.
— Les modifications nucléaires au début de l'ontogenèse d'*Arion empiricorum* et leur influence sur le rapport nucléoplasmatique. *Mélanges P. Pelseneer*, p. 784, 1936.
Lamy (E.). — La parthénogenèse chez les Mollusques. *J. Conchyliol. Paris*, LXXIX, p. 136, 1935.
— Quelques mots sur l'inversion chez les Gatéropodes. *Arch. Mus. Paris*, 6e s. XII, p. 400, 1935.
Lang (A.). — Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von *Helix hortensis* Müll. und *H. nemoralis* L. *Denkschr. Med. Naturw. Ges. Jena*, XI, p. 437, 1904.
— Fortgesetzte Vererbungsstudien. *Z. indukt. Abstamm. u. VerherbLehre*, V, p. 97, 1911.
— Vererbungswissenschaftliche Miszellen. *Ibid.*, VIII, p. 233, 1912.
Larambergue (M. de). — Cytologie de l'autofécondation chez *Limnæa auricularia*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, CLXXXIX, p. 1027, 1929.
— Cytologie de l'autofécondation chez *Bullinus contortus*. *Ibid.*, CXCI, p. 340, 1930.
— Sur l'absence d'appareil copulateur chez certains individus de *Bullinus contortus*. *Ibid.*, CXCV, p. 174, 1932.
— Développement de l'appareil génital dans les deux types (*A* et *B*) de *Bullinus contortus*. *Ibid.*, CXCVII, p. 190, 1933.
— Autofécondation et fécondation croisée chez *Bullinus contortus*. *Ibid.*, CXCIX, p. 977, 1934.
— Etude génétique de l'aphallie chez *Bulinus* (*Isidora*) *contortus*. *Ibid.*, CCV, p. 936, 1937.
— Variétés pigmentaires de *Bulinus* (*Isidora*) *contortus* ; leur intérêt dans l'analyse génétique des processus de fécondation. *Ibid.*, CCV, p. 1097, 1937.
— Absence ou réduction des parties mâles de l'appareil génital hermaphrodite de quelques Gastéropodes Pulmonés, 70e Congr. Soc. Savantes Paris, 1937.
Laurent (P.). — Recherches sur la génération des Limaces. *C. R. Soc. Biol. Paris*, III, p. 122 et 133, 1851.
Lefrou (G.). — Présence de *Bullinus dybowskyi* au Sénégal. La diagnose des *Bullinidæ* africains. *Bull. Soc. Path. exot. Paris*, XXVI, p. 1099, 1933.
Legendre (R.). — Recherches sur le nanisme expérimental, influence des excréta. *Arch. Zool. exp. géné. Paris*, 4e s. VIII, p. LXXVII, 1908.
Lehmann (E.) — Selbststerilität-Heterostylie. *Handbuch der Vererbungswissenschaft* Berlin, B. II, 1928.
Leiper (R. T.). — Reports of the results of the Bilharzia mission in Egypt. *J. Roy. Army Med. Corps*, XXV, 1915.
Leiper (R. T.) et Gordon Thomson (J.). — Reports of the results of the Bilharzia mission in Egypt, Egyptian mollusca. *Ibid.*, XXVI, p. 171, 1916.
Linke (O.). — Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der nordsee-Littorinen. *Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland*, XIX, 1933.
— Ueber die Beziehungen zwischen Keimdrüse und Soma bei Prosobranchiern. *Verh. Deutsch. zool. Ges. Leipzig*, p. 164, 1934.
Linville (H. R.). — Maturation and fertilization in Pulmonate Gastropods *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, XXXV, p. 211, 1900.
Luther (A.). — Zuchtversuche an Ackerschnecken. *Acta Soc. Fauna Flora fenn.*, XL, p. 1, 1915.

Mark (E.). — Maturation, fecundation and segmentation of *Limax campestris*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, VI, p. 173, 1881.
Mathias (P.). — Recherches expérimentales sur le cycle évolutif de quelques Trématodes. *Bull. Biol. France-Belgique*, LIX, p. 1, 1925.
Mattox (N. T.). — Sex organs and reproduction in *Campeloma rufum*, a fresh water snail. *Anat. Rec. Philadelphia*, suppl. vol. LXVII, p. 77, 1936.
— Oogenesis of *Campeloma rufum* a parthenogenetic snail. *Z. Zellf. mikr. Anat. Berlin*, XXVII, p. 455, 1937.
— Morphology of *Campeloma rufum* a parthenogenetic snail. *J. Morph. Philadelphia*, LXII, p. 243, 1938.
Meckel (H.). — Ueber den Geschlechtsapparat einiger hermaphroditischer Thiere. *Arch. f. Anat.* (*Müller*), p. 473, 1844.
Meisenheimer (J.). — Zur Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von *Helix pomatia*. *Zool. Jahrb. Jena* (*Syst.*), XXV, p. 461, 1907.
— Geschlecht und Geschlechter im Tierreich. I. *Jena*, 1921.
Merton (H.). — Die Wanderung der Geschlechtzellen in der Zwitterdrüse von *Planorbis*. *Z. Zellf. mikr. Anat. Berlin*, X, p. 527, 1930.
Michaud (A.). — Description de plusieurs espèces nouvelles de coquilles vivantes. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, III, p. 268, 1829.
Moquin-Tandon (A.). — Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. *Paris*, 1855.
Morgan (T. H.). — Removal of the block to self-fertilization in the Ascidian *Ciona*. *Proc. nat. Acad. Sci.*, IX, p. 170, 1923.
— The genetic and the physiological problems of self-sterility in *Ciona*. I and II. *J. Exp. Zool. Philadelphia*, LXXVIII, p. 271 et 319, 1938.

Nekrassow (A. D.). — Vergleichende Morphologie der Laïche von Süsswasser Gastropoden. *Z. Morph. Œkol. Tiere, Berlin*, XIII, p. 1, 1928.
Neuville (H.) et Antony (R.). — Recherches sur les Mollusques d'Abyssinie. *Ann. Sci. nat. Paris* (*Zool.*), 9e s., VIII, p. 241, 1908.
Nourry (M.). — Observations embryogéniques de la *Limnæa stagnalis*. *C. R. Ass. franç. Av. Sci.*, p. 497, 1898.

Oken (L.). — Schneckenjung ohne Begattung. *Isis*, *Jena*, p. 319, 1817.
Okland — *Arionidæ* of Norway. *Skr. ud. VidensK. Kristiania*, V, p. 1, 1922.
Oldham (C.). — Albinistic varieties of *Planorbis corneus*. *Proc. Malacol. Soc. London*, XVIII, p. 42, 1928.

Pabst (H.). — Entwicklung des Genitalapparats von *Arion empiricorum* Fer. *Zool. Jahrb. Jena* (*Anat.*), XXXVIII, p. 465, 1914.
Pallary (P.). — Catalogue de la Faune Malacologique de l'Egypte. *Mém. Inst. égypt.*, VI, 1909-13 ; *ibid.*, VII (supplément), 1924.
— Enquête sur les Bullins en Algérie, les marais d'en Naro. *Arch. Inst. Pasteur Alger*, XII, p. 255, 1934.
Pelseneer (P.). — Prosobranches aériens et Pulmonés branchifères. *Arch. Biol. Liége*, XIV, p. 351, 1895-1896.
— L'hermaphrodisme chez les Mollusques. *Ibid.*, XIV, p. 33, 1895-1896.
— Etudes sur les Gastéropodes Pulmonés. *Mém. Acad. R. Belg. Cl. Sci.*, in-4°, LIV, 1901.

— Trématodes parasites de Mollusques marins. *Bull. sci France-Belgique*, XL, p. 161, 1906.
— L'hybridation chez les Mollusques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, CLXVIII, p. 1056, 1919.
— Les variations et leur hérédité chez les Mollusques. *Mém. Acad. R. Belg. Cl. Sci.*, in-8°, 2e s., V, 1920.
— Essai d'éthologie zoologique d'après l'etude des Mollusques. *Acad. R. Belg. Bruxelles*, 1935.
— Les surfaces respiratoires des Mollusques Amphibies. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, XIII, 1938.
Pérez (Ch.). — Atrophie des glandes génitales de la Turritelle sous l'influence du parasitisme par les sporocystes d'un Trématode. *Mélanges P. Pelseneer*, p. 539, 1936.
Pérez (J.). — Recherches sur la génération des Gastéropodes. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Bordeaux*, VI, p. 393, 1868.
— Parthénogenèse chez le *Zonites algirus*. *Proc.-verb. Soc. linn. Bordeaux*, XXXI, p. 49, 1877.
— Recherches sur les phénomènes qui précèdent la segmentation de l'œuf chez l'Hélice (*H. aspersa*). *J. Anat. Physiol. Paris*, XV, p. 329, 1879.
— Sur la descente des ovules dans le canal de la glande hermaphrodite chez les Hélices. *C. R. Acad. Sci. Paris*, CVIII, p. 365, 1889.
Perrot (J.-L.). — A propos du nombre des chromosomes dans les deux lignées germinales du Gastéropode hermaphrodite *Limnæa stagnalis* (var. *rhodani*). *Rev. suisse Zool. Genève*, XLI, p. 693, 1934.
— Observations cytologiques sur les œufs d'*Helix pomatia*, au niveau de l'ovispermiducte et du vagin. *Z. Zellf. mikr. Anat. Berlin*, XXVII, p. 326, 1937.
— La chambre de fécondation de l'*Helix pomatia* et la présence de spermatozoïdes à son niveau. *C. R. Acad. Sci. Paris*, CCIV, p. 1216, 1937.
— Sur l'activité des spermatozoïdes au niveau du canal hermaphrodite des *Helix pomatia*. *Ibid.*, p. 1365, 1937.
— Sur la descente des ovocytes chez l'*Helix pomatia*. *C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, LIV, p. 116, 1937.
— La confection du nid et la ponte chez l'*Helix pomatia*. *Rev. suisse Zool. Genève*, XLV, p. 221, 1938.
Perrot (J.-L. et M.). — Monographie des *Helix* du groupe *Cepæa*, contribution à la notion d'espèce. *Bull. Biol. France-Belgique*, LXII, p. 232, 1938.
Perry (H. M.). — Demonstration of the developmental stages of *Bullinus contortus*, the invertebrate host of *Schistosoma hæmatobium*. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. London*, XVI, p. 272, 1922.
Peyer (B.) und Kühn (E.). — Die Kopulation von *Limax cinereoniger* Wolf. *VierteIJahr. Natf. Ges. Zürich*, LXXIII, p. 485, 1928.
Piaget (J.). — Les races lacustres de la *Limnæa stagnalis* L. Recherches sur les rapports de l'adaptation héréditaire avec le milieu. *Bull. Biol. France-Belgique*, LXIII, p. 424, 1929.
Pilsbry (H. A.) and Bequaert (J.). — The aquatic Mollusks of the Belgian Congo with a geographical and ecological account of Congo malacology. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. N. Y.*, LIII, p. 69, 1927.
Plate (L.). — Studien über Opisthopneumone Lungenschnecken. I. Die Anatomie der Gattungen *Daudebardia* und *Testacella*. *Zool. Jahrb.* (*Anat.*), IV, p. 505, 1891.

Platner (G.). — Ueber die Befruchtung bei *Arion empiricorum*. *Arch. mikr. Anat. Bonn*, XXVII, p. 32, 1886.

Plough (H. H.). — Elimination of self-sterility in the *Styela* eggs. *Proc. nat. acad. sci.*, XVIII, p. 131, 1932.

— Selective fertilization in *Styela*. *Biol. Bull. Woods Hole*, LXV, p. 365, 1933.

Popovici-Baznosanu (A.). — L'influence de quelques facteurs sur l'accroissement des Gastropodes d'eau douce. *Arch. Zool. exp. gén. Paris*, LX, p. 501, 1921.

— Expériences sur l'accroissement et l'autofécondation chez *Lymnæa stagnalis*. *Congr. nat. Natur. Roumanie*, I, p. 367, 1929.

Poteat (W. L.). — Notes on the fertility of *Physa heterostropha* Say. *Science*, XIX, p. 325, 1892.

Precht (H.). — Zur Kopulation und Eiablage einiger Planorbiden. *Zool. Anz. Leipzig*, CXV, p. 80, 1936.

Prévost (C.). — De la génération chez le Lymnée *Helix palustris*. *Ann. Sci. nat. Zool. Paris*, 1re s., XXX, p. 40, 1833.

Quick (H. E.). — *Isidorella pyramidata*. *J. Conch. London*, XIX, p. 322, 1933.

— *Isidorella pyramidata*, a correction. *Ibid.*, XX, p. 50, 1934.

Rabl (C.). — Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten. *Jena. Z. Naturw.*, IX, p. 195, 1875.

Ramanujam (S. M.). — Self-fertilization in Mollusca. *Nature London*, CLX, p 593, 1922.

Rao (H. S.). — On the anatomy of *Indoplanorbis exustus*. *Rec. Ind. Mus. Calcutta*, XXV, p. 199, 1933.

Reichmuth (W.). — Die Leberegelschnecke *Galba truncatula* Müll. Zugleich ein Beitrag zur Systematik der Süsswasserschneckenfamilie *Lymnæidæ*. *Z. Morph. Œkol. Tiere, Berlin*, XXXI, p. 207, 1936.

Retzius (G.). — Die Spermien der Gastropoden. *Retzius Biol. Untersuchungen; N. F.*, XIII ; *Jena*, 1906.

Rhein (A.). — Diploide Parthenogenese bei *Hydrobia jenkinsi* Smith (Prosobranchia). *Naturwissenschaften, Berlin*, XXIII, p. 180, 1935.

Richter (E.). — Der Bau der Zwitterdrüse und die Entstehung der Geschlechtzellen bei *Agriolimax agrestis* L. *Jena. Z. Naturw. N. F.*, CXIX, p. 507, 1935.

Robson (G. C.). — Parthenogenesis in the Mollusk *Paludestrina jenkensi*. *Brit. J. Exper. Biol. Edinburgh*. I, p. 63, 1923-1924.

Rosenwald (K.). — Beeinflussung des Geschlechtswechsels von *Limax lævis*. *Z. indukt. Abstamm.-u. VererbLehre*, XLIII, p. 238, 1927.

Roszkowski (W.). — Note sur l'appareil génital de *Limnæa auricularia* et *L. ovata*. *Zool. Anz. Leipzig*, XLIV, p. 175, 1914.

— Contribution to the study of the family *Lymnæidæ*, VII, the structure of the prostate of the *Limnæidæ*. *Ann. Zool. Musei polonici*, V, p. 1, 1926.

Rothschild (M.). — Gigantism and Variation in *Peringia ulvæ* caused by infection with larval Trematods. *J. Mar. Biol. Ass. Plymouth, N. S.*, XX, p. 537, 1935-36.

Rouzaud (H.). — Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes hermaphrodites. *Thèse Montpellier*, 1885.

Sarasin (P. et F.). — Die Süsswasser-Mollusken von Celebes. *Wiesbaden*, 1898.

Schodduyn (R.). — Observations biologiques en micro-aquarium. *Ann. Biol. Lacustre, Bruxelles,* XIV, p. 39, 1925.
Semper (C.). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. *Z. wiss. Zool. Leipzig,* VIII, p. 340, 1857.
— Ueber die Wachsthums-Bedingungen des *Lymnæus stagnalis. Arb. Zool. Zootom. Inst. Wurzburg,* I, p. 137, 1874.
Seshaiya (R. V.). — On the breeding habits and fecundity of the snail *Limnæa luteola. J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, XXXII, p. 154, 1927.
Seurat (L.). — Etudes zoologiques sur le Sahara central. *Mém. Soc. Hist. Nat. Alger*, IV, 1934.
— Une station de Bullins de la Tunisie méridionale. *IIe Congr. Fédé. Soc. Sav. Afrique du Nord, Rev. Africaine,* 1936.
Sewell (R. B. Seymour). — *Cercariæ Indicæ. Ind. J. Med. Res.*, XX. Suppl. 1922.
Simroth (H.). — Versuche einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. *Z. wiss. Zool. Leipzig*, XLII, p. 203, 1885.
— Some remarks with respect to Mr Wotton's paper on the life-history of *Arion ater. J. Conch. London*, VII, p. 208, 1893.
— Ueber Selbstbefruchtung bei Lungenschnecken. *Verh. Deutsch. Zool. Ges. Leipzig*, X, p. 143, 1900.
— 1912. Bronn's Tier-Reichs Bd III, Mollusca, 2e Buch, Pulmonata (Simroth und Hoffmann). Leipzig, 1908-1928.
Slugocka (M.). — Recherches sur l'appareil génital des Gastéropodes Pulmonés du genre *Physa. Rev. suisse Zool. Genève*, XXI, p. 75, 1913.
Sonehara (Sh.). — Egg-laying in the isolated individuals of *Lymnæa. Venus, Kyoto,* III, p. 192, 1932.
— *Lymnæa* (*Radix*) *japonica* Jay. Croissance et durée de la vie. *Hakobutsugaku Zassi*, XXXII, 1934.
Soos (W.). — Morphologie und Histologie des Geschlechts-Apparates der Ungarischen *Planorbis* Arten. *Allat. Közlem.*, XXXII, p. 21, 1935.
Steenberg (C. M,). — Anatomie des *Acanthinula* et des *Vallonia. Vidensk. Medd. naturh. Foren. Kjob.*, LXIX, p. 6, 1918.

Taki (I.). — Effects of quantity of medium on the growth of *Lymnæa japonica. Dobuts. Zasshi, Tokyo*, XLI, p. 414, 1929.
— Some ecological observations on *Lymnæa* (*Radix*) *japonica. Venus, Kyoto*, I, p. 4 et 213, 1930.
— Notes on a warty growth on the head of some land snails. *J. Fac. Sci. Hirosima Univ.*, III, p. 159, 1935.
Thiele (J.). — Handbuch der Systematischen Weichtierkunde : Pulmonata, *Jena*, p. 478, 1931.

Varigny (H. de). — Recherches sur le nanisme expérimental, contribution à l'étude de l'influence du milieu sur les organismes. *J. Anat. Physiol. Paris*, XXX, p. 147, 1894.
— Note sur la période de croissance chez *Limnæa stagnalis. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, I, p. 131, 1895.
Vandel (A.). — La parthénogenèse. *Encyclopédie Scientifique, Paris,* 1931.

Watson (H.). — The anatomy of two species of *Helicarion* from Tropical Africa. *Proc. Malacol. Soc. London*, XIV, p. 91, 1921.

— Masculine deficiencies in british *Vertigininæ*. *Ibid.*, XV, p. 271, 1923.
— Genital dimorphism in *Zonitoïdes*. *J. Conch. London*, XX, p. 33, 1934.
Weigmann (R.). — Ueber das Vorkommen von Spiralastern in den Richtungsspindeln von *Physa fontinalis* und *Limnæa stagnalis*. *Z. wiss. Zool. Leipzig*, CXXXI, p. 255, 1928.
Wesenberg-Lund (E.). — Contribution to the development of the Trematoda Digenea, I. The biology of *Leucochloridium paradoxum*. *Mem. Acad. Roy. Sci. Ltt. Danemark*, 9e s., IV, 1931.
Whitfield (R.P.). — Description of *Lymnæa* (*Bulimnæa*) *megasoma*, with account of changes produced in the off-spring by unfavorable conditions of life. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. N. Y.*, I, p 35, 1882.
Whiting (P. W.). — Selective fertilization. *Journ. Heredity*, XXVI, p. 17, 1935.
Wiegmann (F.). — Bemerkungen zur Anatomie der Clausilien. *Jahrb. D. Malak. Ges.*, V, p. 159, 1878.
Wierzejski (A.). — Embryologie von *Physa fontinalis*. *Z. wiss. zool. Leipzig*, LXXXIII, p. 502, 1905.
Willem (V.). — Observations sur la respiration cutanée des Limnées et son influence sur leur croissance. *Bull. Acad. Belg. Cl. Sci.*, XXXII, p. 563, 1896.
Wilson (E. B.). — The cell in development and heredity. *New York*, 1925.
Winsor (C. P. et A. A). — Polyvitelline eggs and double monsters in the Pond-Snail *Lymnæa columella* Say. *Biol. Bull. Woods Hole*, LXIII, p. 400, 1932.
— Longevity and fertility in the Pond-Snail *Lymnæa columella*. *J. Wash. Acad. Sci.*, XXV, p 302, 1935.
Wotton (E. W.). — The life history of *Arion ater* and its power of self-fertilization. *J. Conch. London*, VII, p. 158, 1893.

Zerling (R.). — Une *Astasia* sans flagelle, *Astasia doridis n. sp.*, parasite des pontes de Nudibranches. *C. R. Soc. Biol. Paris*, CXII, p. 643, 1933.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

La sexualité chez les Cirripèdes.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 27 juin 1938,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

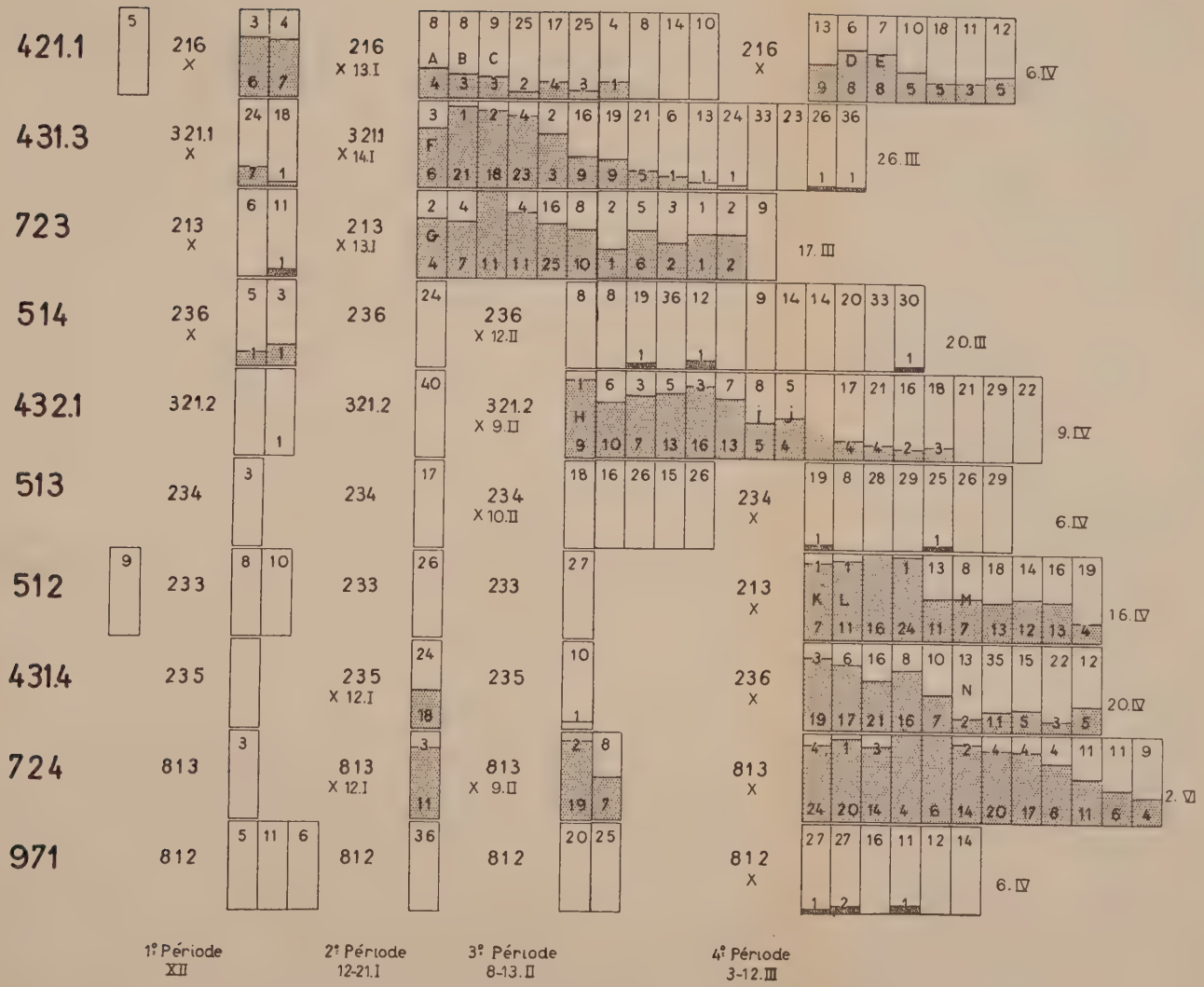
VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

G. ROUSSY.

LAVAL. — IMPRIMERIE BARNÉOUD.

Tableau XXIII



Influence de la Fécondation croisée chez *Balinus contortus*. Croisements ♀ non tachetée × ♂ tacheté (en grisé : pourcentage de jeunes tachetés dans les lots de pontes successifs). Voir texte page 155.

EXPLICATIONS DE LA PLANCHE III

Cytologie de l'autofécondation chez *Bulinus contortus*

[fig. **1** à **8** × 666 ; fig. **9** à **20** × 1100]
(sauf indications contraires fixation au Bouin Hollande, coloration à l'hématoxyline).

1. — Ovocyte fixé immédiatement après la ponte, métaphase de la 1re division de maturation.
2. — Anaphase de la 1re cinèse de maturation (cinèse : coupes 15 et 16, pronucleus ♂ ; coupe 13).
3. — Télophase de la 1re cinèse de maturation (pronucleus mâle non représenté) (fixation : Pérenyi).
4. — Intercinèse (figure de maturation : coupes 5 et 6, pronucleus ♂ et aster : coupes 1 et 2).
5. — Métaphase de la 2e cinèse de maturation (2 coupes successives, pronucleus mâle non représenté) (même ponte que l'œuf de la fig. 34).
6. — Prophase de la première cinèse de segmentation (3 coupes successives).
7. — Œuf polyspermique : présence de deux éléments mâles, dont un seul évolue en pronucleus et de spermatozoïdes surnuméraires dans l'albumine environnante (coupes 14, 18, 20). (Elevage en vrac).
8. — Présence d'un spermatozoïde intact dans l'albumine environnant un œuf fécondé.
9. — Spermatozoïde presque intact dans un œuf de la même ponte que celui de la figure 1.
10. — Spermatozoïde fécondant peu évolué dans un œuf fraichement pondu.
11. — Etat le plus fréquent du pronucleus ♂ au moment où l'ovocyte est pondu.
12. — Début de vésiculisation du pronucleus ♂ (face).
13. — Même stade dans un autre œuf de la même ponte (profil).
14. — Apparition de l'aster spermatique (pendant l'intercinèse).
15. — Développement de l'aster spermatique pendant sa migration vers le centre de l'œuf.
16. — Rapprochement des pronuclei après émission du 2e globule polaire relié à l'ovule par un reste fusorial (2 coupes successives).
17. — Les deux pronuclei dans la zone polaire de l'œuf (deux coupes successives) (élevage en vrac).
18. — Les deux pronuclei considérablement accrus, au contact.
19. — Apparition de l'aster, un seul des pronuclei est visible sur la coupe représentée, l'autre et un 2e aster se trouvent dans les coupes suivantes.
20. — Rupture des pronuclei encore distincts, apparition des chromosomes prophasiques de segmentation (3 coupes successives) (élevage en vrac).

Auct. del.

Phototypie G. Boüan

Fécondation chez *Bulinus contortus.*

EXPLICATIONS DE LA PLANCHE IV

Cytologie de l'autofécondation chez *Limnæa*.

[fig. **21** à **23** et **28** à **34** × 666, fig. **24** à **27** × 1100].

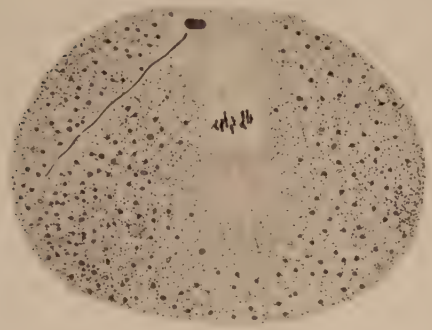
21. — *Limnæa stagnalis* vierge, œuf fixé pendant la ponte : métaphase de la 1re cinèse de maturation et spermatozoïde fécondant (coupes 2 et 7 de la série) (sublimé acétique).
22 — *Limnæa palustris* vierge, intercinèse, migration de l'aster spermatique (3 coupes successives) (Bouin).
23. — *Limnæa palustris* vierge, rotation du 2e fuseau de maturation.
24. — *Limnæa stagnalis* (élevage en vrac), état du spermatozoïde fécondant dans un œuf prélevé dans l'utérus (cf. fig. **2** du texte p. 45) (Bouin).
25. — *Limnæa stagnalis* vierge, détail de l'élément mâle fécondant dans un œuf fixé pendant la ponte (même ponte que fig. **21**) (sublimé acétique).
26. — *Limnæa stagnalis* vierge, pronucleus mâle vu de face (même ponte que fig. **21** et **25**) (sublimé acétique).
27. — *Limnæa palustris* vierge, apparition de l'aster spermatique (Bouin).
28. — *Limnæa stagnalis* vierge, les deux pronuclei dans un œuf autofécondé (2 coupes successives) (sublimé acétique).
29. — *Limnæa palustris* vierge, les deux pronuclei dans un œuf autofécondé (Bouin).
30. — *Limnæa auricularia* vierge, formation du pronucleus ♀ après émission du 2e globule polaire, le pronucleus ♂ occupe le centre de l'œuf (2 coupes successives) (sublimé acétique).
31. — *Limnæa auricularia* vierge. Rapprochement des pronuclei dans un autre œuf de la même ponte (coupes 1, 3 et 4 de la série) (sublimé acétique).
32. — *Limnæa auricularia* vierge. Les deux pronuclei en contact au pôle animal (deux coupes successives) (Bouin).

Anomalies des figures de maturation chez *Bulinus contortus*.

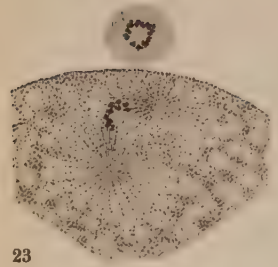
33. — Existence d'un double centre au pôle inférieur du 2e fuseau de maturation (œuf provenant d'élevage en vrac) (2 coupes successives) (Bouin).
34. — Aspect tripolaire de la 2e division de maturation, œuf autofécondé (Bouin-Hollande).

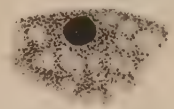
Persistance de la double gamétogenèse chez les individus adultes de *Bulinus contortus* ayant déjà pondu

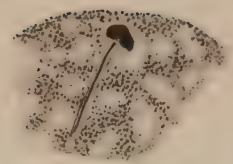
35. — Coupe transversale près du fond d'un acinus de la glande hermaphrodite : ovocytes au terme de leur accroissement. Quelques spermatides groupés sur des « cellules basales » (Bouin) [× 180].
36. — Coupe transversale du même acinus à un niveau inférieur, ovocytes jeunes et stades de spermatogenèse côte à côte (Bouin) [× 180].
37. — « Zone de prolifération » chez un Bulin âgé : spermatogonies primaires et secondaires, dans la cavité, à côté de très jeunes ovocytes, contenus dans le syncytium germinatif (Bouin) [× 1.000].


21

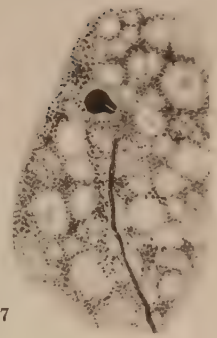
22

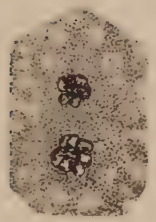

23

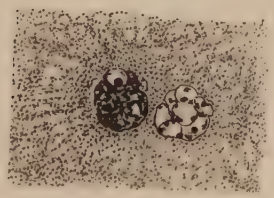

26


24

25

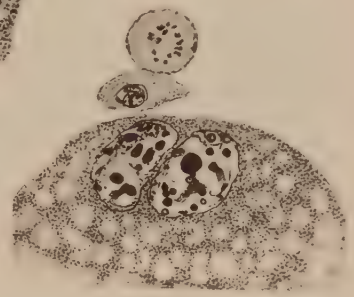

27

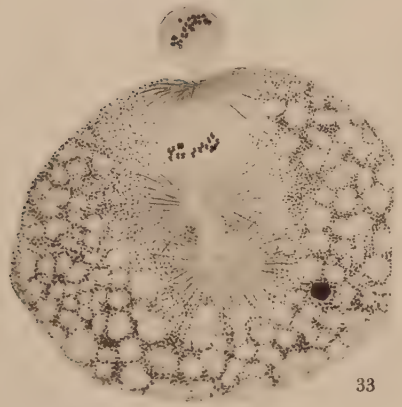

28

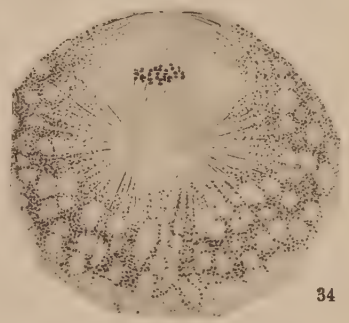

29

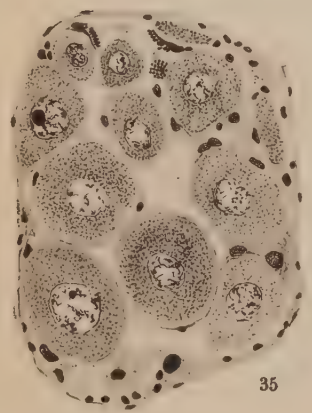
30

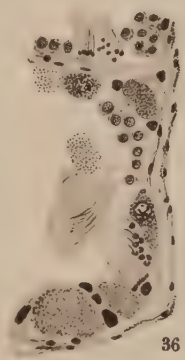
31


32


33


34


35


36

37

Auct. del.

Phototypie G. Boüan

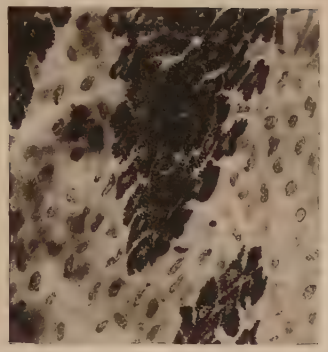
Fécondation chez *Limnaea* et *Bulinus contortus*.

EXPLICATION DE LA PLANCHE V

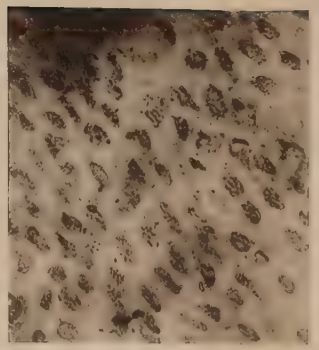
(Microphotographies partiellement retouchées d'après les préparations).

38. — Bulins de la variété *tachetée* et *non tachetée* retirés de leur coquille [× 6].
39. — Epithélium palléal de la variété tachetée (carmin acétique) [× 600].
40. — Epithélium palléal de la variété non tachetée (*id.*).
41. — Variété non tachetée, même champ de la préparation, mais mise au point sur le tissu conjonctif sous-épithélial contenant du pigment.
42. — Dévagination complète de l'appareil copulateur chez un Bulin adulte (cf. fig. **13** du texte p. 82) [× 4].
43. — Manteau étalé d'un jeune Bulin tacheté [× 7,5].
44. — Manteau étalé d'un jeune Bulin non tacheté (cf. fig. **39** du texte p. 119) [× 7.5].
45. — Pénis dévaginé extrait de l'utérus d'un individu fécondé sacrifié pendant l'accouplement (cf. fig. **44** du texte, p. 180) (Bouin Alcoolique-Hémalun) [× 18].
46. — Coupe de la poche copulatrice d'un Bulin fécondé 60 heures auparavant : parmi les déchets on remarque un écheveau de flagelles en dégénérescence et des têtes de spermatozoïdes isolées (Bouin) [× 135].
47. — Têtes de spermatozoïdes isolées dans la même poche copulatrice [× 270].
48. — Diverticules du canal hermaphrodite du même individu, bourrés de spermatozoïdes bien conservés (Bouin) [× 270].
49. — Coupe de la région du carrefour chez un Bulin sacrifié 1 heure 1/2 après l'accouplement : migration des spermatozoïdes. $C\sigma^{\pm}$ canal hermaphrodite. *Od* circonvolutions terminales de l'oviducte (Bouin) [× 135].
50. — Passages de spermatozoïdes à l'abouchement du canal hermaphrodite et de l'oviducte, même préparation [× 270].

38



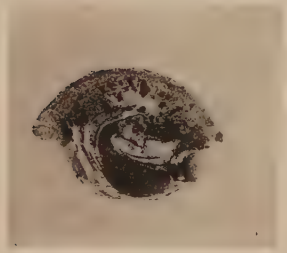
39



40

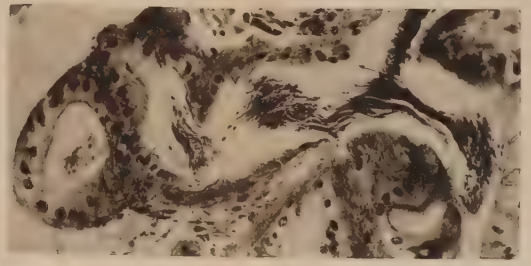
41

42



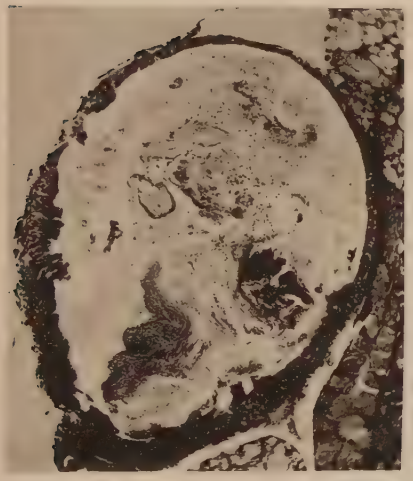
43

44

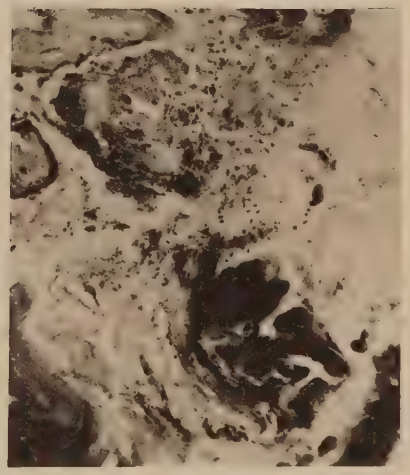


50

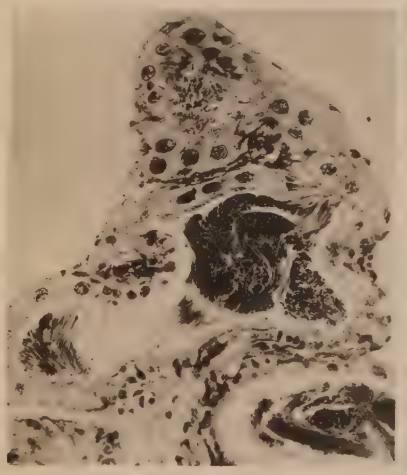
45



46



47



48

49

Clichés A. Patéron

Phototypie G. Boüan

Pigmentation palléale et fécondation chez *Bulinus contortus*.